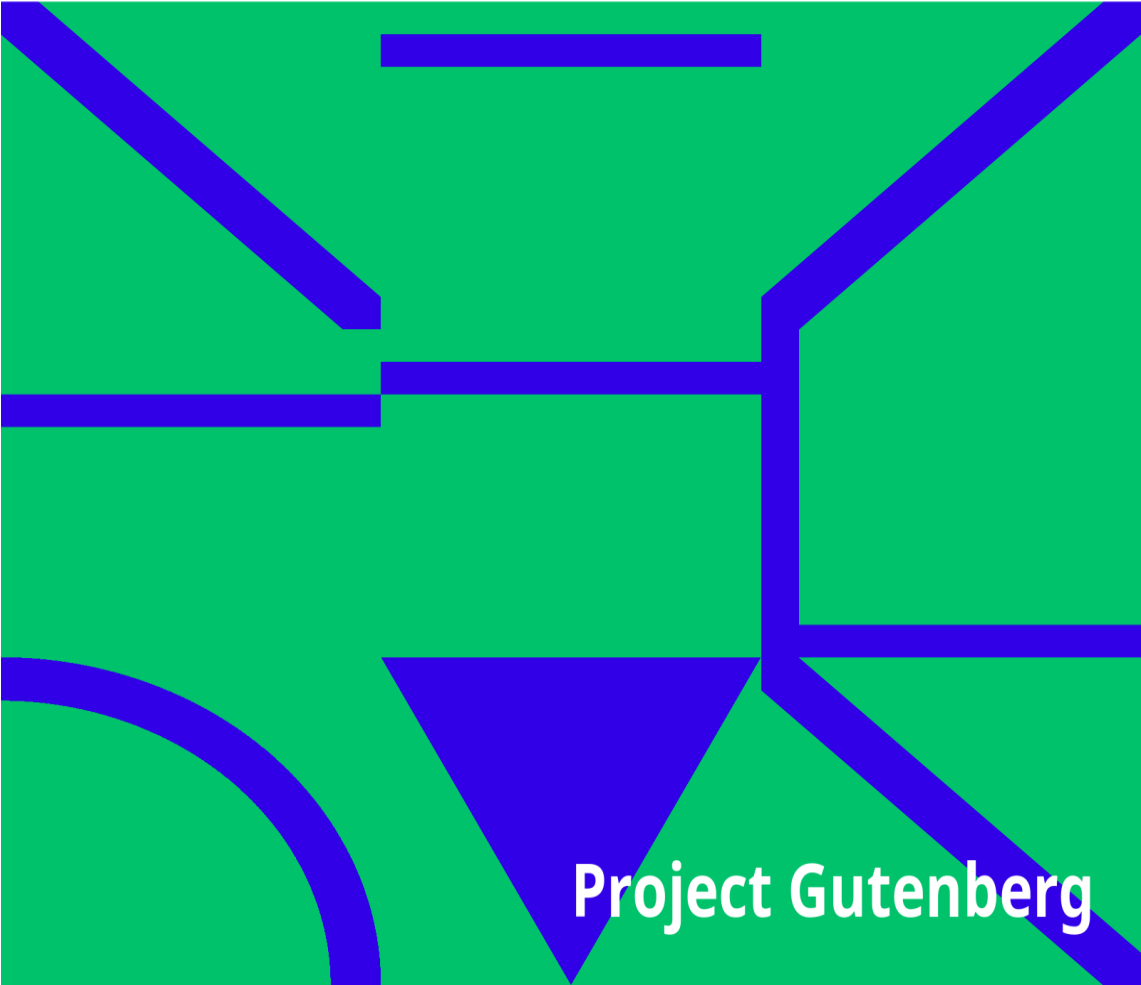


Менделизм

Реджинальд Крандалл Паннетт

Mendelism

Reginald Crundall Punnett



Project Gutenberg

Содержание

[МЕНДЕЛИЗМ](#)

[Р. К. ПАННЕТ](#)

[ТРЕТЬЕ ИЗДАНИЕ, ПОЛНОСТЬЮ ПЕРЕПИСАННОЕ И ЗНАЧИТЕЛЬНО РАСШИРЕННОЕ](#)

[Нью-Йорк THE MACMILLAN COMPANY 1911](#)

[ПРЕДИСЛОВИЕ](#)

[СОДЕРЖАНИЕ](#)

[ИЛЛЮСТРАЦИИ](#)

[ГЛАВА I](#)

[ГЛАВА II](#)

[ГЛАВА III](#)

[ГЛАВА IV](#)

[ГЛАВА V](#)

[ГЛАВА VI](#)

[ГЛАВА VII](#)

[ГЛАВА VIII](#)

[ГЛАВА IX](#)

[ГЛАВА X](#)

[ГЛАВА XI](#)

[ГЛАВА XII](#)

[ГЛАВА XIII](#)

[ГЛАВА XIV](#)

[ГЛАВА XV](#)

[ПРИЛОЖЕНИЕ](#)

[УКАЗАТЕЛЬ](#)

[Примечания](#)

[ПОЛНАЯ ЛИЦЕНЗИЯ ПРОЕКТА ГУТЕНБЕРГ](#)

Электронная книга проекта «Гутенберг» «Менделизм»

Эта электронная книга предназначена для бесплатного использования в США и большинстве других стран мира практически без каких-либо ограничений. Вы можете копировать, передавать или повторно использовать ее в соответствии с условиями лицензии проекта «Гутенберг», включенной в эту электронную книгу или доступной онлайн по [адресу www.gutenberg.org](http://www.gutenberg.org). Если вы не проживаете в США, перед использованием этой электронной книги вам необходимо ознакомиться с законодательством страны, в которой вы проживаете.

Название: Менделизм

Автор: Реджинальд Крандалл Паннетт

Дата выпуска: 18 мая 2009 г. [электронная книга № 28775]

Язык: английский

Благодарности: Электронный текст подготовлен Полом Холландер, Малкольмом Фармером, Китом Эдкинсом и командой Project Gutenberg Online Distributed Proofreading Team

*** НАЧАЛО ЭЛЕКТРОННОЙ КНИГИ ПРОЕКТА ГУТЕНБЕРГ «МЕНДЕЛИЗМ» ***

Электронный текст подготовлен Полом Холландер, Малкольмом Фармером, Китом Эдкинсом и командой Project Gutenberg Online Distributed Proofreading Team
(<http://www.pgdp.net>)

Примечание транскрибатора:

Некоторые типографские ошибки были исправлены. Они отображаются в тексте следующим образом, а объяснение появляется при наведении курсора мыши на отмеченный фрагмент.

Рис. 8 был переработан в соответствии с текстом (черные квадраты были показаны как альбиносы, а гетерозиготные альбиносы — как черные).



Gregor Mendel

МЕНДЕЛИЗМ

R. C. PUNNETT

ЧЛЕН ГОНВИЛЛ-ЭНД-КАЙУС-КОЛЛЕДЖА

ПРОФЕССОР БИОЛОГИИ КЕМБРИДЖСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

ТРЕТЬЕ ИЗДАНИЕ
ПОЛНОСТЬЮ ПЕРЕПИСАННОЕ И ЗНАЧИТЕЛЬНО РАСШИРЕННОЕ ИЗДАНИЕ

Нью-Йорк

THE MACMILLAN COMPANY

1911

Все права защищены

АВТОРСКОЕ ПРАВО, 1911

THE MACMILLAN COMPANY.

Набор и электротипия. Опубликовано в мае 1911 года.

Norwood Press
J. S. Cushing Co.—Berwick & Smith Co.
Норвуд, Массачусетс, США.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Несколько лет назад я опубликовал краткий очерк об открытии Менделя в области наследственности и о некоторых недавних экспериментах, которые были проведены на его основе. С тех пор исследования в этой области быстро продвинулись вперед, и настоящий отчет, хотя и носит тот же название, был полностью переписан. Был добавлен ряд иллюстраций, и здесь я хотел бы выразить свою благодарность мисс Уэлдейл за две цветные иллюстрации сладкого горошка, почтенному Уолтеру Ротшильду за бабочек, изображенных на иллюстрации VI, профессору Вуду за фотографии овец и доктору Дринквотеру за изображения человеческих рук. Я также хочу выразить благодарность моим бывшим издателям, господам Боуз и Боуз, за любезность, с которой они согласились с моим желанием издать настоящее издание в другом месте.

Поскольку книга предназначена для широкой аудитории, я не пытался приводить больше экспериментальных примеров, чем было необходимо для иллюстрации рассказа, и не перегружал ее библиографическими ссылками. Читатель, желающий получить дополнительную информацию, может обратиться к незаменимой книге г-на Бейтсона «*Principles of Heredity*» (Кембридж, 1909), где можно найти полное изложение этих вопросов. Я также не упоминал о последних цитологических исследованиях, поскольку они могут иметь отношение к нашим проблемам. Многие факты, связанные с делением хромосом, являются поразительными и наводящими на размышления, но, поскольку существует столько разных мнений по поводу их интерпретации, они вряд ли подходят для популярного изложения.

При выборе типичных примеров для иллюстрации развития наших идей было естественно, что я отдал предпочтение тем, с которыми я был наиболее знаком. По этой причине книга в некоторой степени является отчетом о работе, проделанной Кембриджской школой

генетики, и не будет несправедливостью сказать, что под руководством Уильяма Бейтсона вклад этой школы не имеет себе равных. Но не следует забывать, что ученые из других европейских стран, и особенно из Америки, накопили большой и ценный массив данных, который невозможно охватить в небольшом томе такого объема.

Не так давно английский язык пополнился двумя новыми словами — «евгеника» и «генетика», — и их схожесть по происхождению иногда приводит к путанице между ними со стороны тех, кто не знает греческого языка. Генетика — это термин, применяемый к экспериментальному изучению наследственности и изменчивости животных и растений, и основной задачей ее исследователей является установление законов и порядка среди явлений, с которыми они сталкиваются. Евгеника, с другой стороны, занимается улучшением человеческой расы в существующих условиях права и общественных настроений. Евгеник должен учитывать религиозные и социальные убеждения и предрассудки человечества. Помимо чисто биологических вопросов, здесь задействованы и другие проблемы, хотя с течением времени становится все более очевидным, что идеал евгеники жестко ограничен фактами наследственности и изменчивости, а также законами, регулирующими передачу качеств живых существ. Что это за факты, что это за законы, насколько мы их знаем в настоящее время, я постарался показать на следующих страницах, поскольку я убежден, что если евгеник хочет достичь чего-то существенного, он должен в первую очередь опираться именно на них. Правда, в настоящее время существует достаточно мало материала, но мы видим, что это в основном вопрос времени и средств. Каким бы ни был результат, какой бы ни была форма структуры, которая в конечном итоге возникнет, мы обязаны в первую очередь Менделю тем, что фундамент может быть заложен хорошо и надежно.

Р. К. П.

КЕМБРИДЖ, март 1911 г.

СОДЕРЖАНИЕ

ГЛАВА I

СТРАНИЦА

ПРОБЛЕМА

[1](#)

ГЛАВА II

ИСТОРИЧЕСКАЯ СПРАВКА

[8](#)

ГЛАВА III

РАБОТА МЕНДЕЛЯ	<u>17</u>
----------------	---------------------------

ГЛАВА IV

ТЕОРИЯ ПРИСУТСТВИЯ И ОТСУТСТВИЯ	<u>29</u>
---------------------------------	---------------------------

ГЛАВА V

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ФАКТОРОВ	<u>42</u>
-------------------------	---------------------------

ГЛАВА VI

РЕВЕРСИЯ	<u>59</u>
----------	---------------------------

ГЛАВА VII

ДОМИНИРОВАНИЕ	<u>68</u>
---------------	---------------------------

ГЛАВА VIII

ДИКИЕ ФОРМЫ И ДОМАШНИЕ РАЗНОВИДНОСТИ	<u>79</u>
--------------------------------------	---------------------------

ГЛАВА IX

ОТТАЛКИВАНИЕ И СОЕДИНЕНИЕ ФАКТОРОВ	<u>88</u>
------------------------------------	---------------------------

ГЛАВА X

СЕКС	<u>99</u>
------	---------------------------

ГЛАВА XI

СЕКС (<i>продолжение</i>)	<u>115</u>
-----------------------------	----------------------------

ГЛАВА XII

ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ФОРМЫ	<u>125</u>
---------------------	----------------------------

ГЛАВА XIII

ИЗМЕНЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ	<u>135</u>
----------------------	----------------------------

ГЛАВА XIV

ЭКОНОМИЧЕСКАЯ	<u>153</u>
---------------	----------------------------

ГЛАВА XV

ЧЕЛОВЕК	<u>170</u>
---------	----------------------------

ПРИЛОЖЕНИЕ	<u>187</u>
------------	----------------------------

УКАЗАТЕЛЬ	<u>191</u>
-----------	----------------------------

ИЛЛЮСТРАЦИИ

ИЛЛЮСТРАЦИИ

Грегор Мендель	Фронтиспис
I. Кролики	<i>Лицевая сторона</i> 60
II. Сладкий горошек	" 64
III. Овцы	" 78
IV. Сладкий горошек	" 80
V. Птицы	" 107
VI. Бабочки	" 146

РИСУНКИ В ТЕКСТЕ

РИС.

1. Схема наследования в простом менделевском случае	21
2. Перья шелковых и обычных кур	30
3. Одинарные и двойные примулы	31
4. Петушиные гребни	32
5. Схема наследования гребней у птиц	37
6. Гребни птиц	39
7. Схема поколения F_2 , полученного в результате скрещивания двух белых сладких горохов	46
8. Схема, иллюстрирующая соотношение 9 : 3 : 4 у мышей	52
9. Срезы примулы	55
10. Примулы с маленькими и большими глазами	55

11. Диаграмма, иллюстрирующая реверсию у голубей	67
12. <i>Primula sinensis</i> × <i>Primula stellata</i>	68
13. Схема, иллюстрирующая скрещивание доминантных и рецессивных белых кур	72
14. Пшеница с бородой и без бороды	75
15. Ноги птиц	76
16. Схема наследования рогов у овец	76
17. <i>Abraxas grossulariata</i> и var. <i>lacticolor</i>	99
18. Схема наследования у <i>Abraxas</i>	102
19. Схема наследования шелковистой курицы × коричневого легорнского петуха	105
20. Схема наследования коричневой легорнской курицы × шелковистого петуха	106
21. Схема скрещивания F_1 (от коричневой легорнской курицы × шелковистого петуха) с чистой коричневой легорнской курицей	107
22. Схема для шелковистой курицы × коричневого легорна	108
23. Схема для курицы породы «Браун Легхорн» × петуха породы «Силки»	109
24. Диаграмма, иллюстрирующая природу потомства от курицы породы Браун Легхорн × петуха F_1	111
25. Схема, иллюстрирующая гетерозиготную природу курицы породы Браун Легхорн	111
26. Схема наследования цветовой слепоты	117
27. Одинарные и двойные запасы	122
28. Поколение F_2 от курицы породы Силки и петуха породы Браун Легорн	127
29. Родословная евразийской семьи	131

30. Кривая, иллюстрирующая влияние отбора	159
31. Кривая, иллюстрирующая концепцию чистых линий	162
32. Короткие пальцы и нормальные руки	170
33. Рентгенограмма короткопалой руки	170
34. Родословная семьи с брахидактилией	173
35. Родословная семьи гемофиликов	175

Ибо хотя это и является более новым и сложным способом — выяснять природу вещей самими вещами, чем читать книги и доверять своим знаниям, основанным на мнениях философов (), — тем не менее, необходимо признать, что первый способ гораздо более открытый и менее обманчивый, особенно в отношении секретов, связанных с *естественной философией*.

Уильям ГАРВЕЙ,

Анатомические упражнения, 1653.

ГЛАВА I

ПРОБЛЕМА

Любопытным моментом в истории человеческой мысли, насколько она открывается нам в литературе, является странное отсутствие интереса к одной из самых интересных человеческих отношений. Похоже, что лишь немногие из более примитивных народов пытались определить роль каждого из родителей в формировании потомства или приписать им особые способности передачи генов, даже в самой общей форме. На протяжении веков человек, более или менее сознательно, совершенствовал одомашненные породы животных и растений, но только во времена Аристотеля мы получаем четкие свидетельства существования гипотезы, объясняющей эти явления наследственности. Тогда считалось, что производство потомства человеком сходно с производством урожая из семян. Семя поступало от мужчины, а женщина обеспечивала почву. Это оставалось общепринятым мнением на протяжении многих веков, и только после признания женщины более чем пассивным агентом была установлена физическая основа наследственности. Это признание было достигнуто благодаря микроскопу, поскольку только с его появлением стало возможным фактическое наблюдение () за мелкими половыми клетками. После более

чем столетнего конфликта, длившегося до конца XVIII века, ученые пришли к мнению, что каждый из полов вносит определенный материальный вклад в потомство, произведенное их совместными усилиями. У животных самка вносит яйцеклетку, а самец — сперматозоид; у растений соответствующими клетками являются семязачатки и пыльцевые зерна.

Как правило, можно сказать, что репродуктивные клетки, производимые самкой, относительно велики и не обладают способностью к самостоятельному движению. В дополнение к фактической живой субстанции, которая участвует в формировании нового индивидуума, яйцеклетки более или менее сильно нагружены желтковой субстанцией, которая обеспечивает питание развивающегося эмбриона на ранних стадиях его существования. Размер яйцеклеток у разных животных сильно варьируется. У птиц и рептилий, где содержимое яйца является единственным источником питания для развивающегося молодняка, яйца очень велики по сравнению с размером животного, которое их откладывает. С другой стороны, у млекопитающих, где молодняк паразитирует на матери на ранних стадиях своего роста, яйца крошечные и содержат лишь небольшое количество желтка, которое позволяет им достичь стадии, на которой они развивают процессы прикрепления к стенке материнской матки. Но независимо от различий в размере и внешнем виде яйцеклеток, производимых различными животными (), все они сопоставимы в том, что каждая из них является отдельной и самостоятельной половой клеткой, которая, как правило, не может развиваться в нового представителя своего вида, если не оплодотворена половой клеткой, произведенной самцом.

Мужские половые клетки всегда имеют микроскопический размер и производятся в половых железах или семенниках в чрезвычайно больших количествах. Помимо своего меньшего размера, они отличаются от яйцеклеток своей способностью к активному движению. Животные обладают различными механизмами, с помощью которых половые элементы могут соприкасаться (), но во всех случаях необходимо преодолеть некоторое расстояние в жидкой или полужидкой среде (часто внутри тела матери) перед тем, как произойдет необходимое слияние. Для достижения этой конечной цели своего путешествия сперматозоид наделен неким подвижным аппаратом, который часто имеет форму длинного жгутика или хлыстообразного отростка, с помощью которого это маленькое существо движется, подобно головастiku с его хвостом.

У растений, как и у животных, женские клетки или яйцеклетки крупнее пыльцевых зерен, хотя разница в размерах не столь заметна. Тем не менее, они всегда остаются относительно мелкими клетками, поскольку условия их развития в качестве паразитов на материнском растении не требуют от них большого запаса питательного желтка. Яйцеклетки окружены материнской тканью в завязи, но через рыльце и вниз по пестику остается потенциальный проход для мужской клетки (). Большинство цветов являются гермафродитами, и во многих случаях они также самоопыляются. Пыльники лопаются, и содержащиеся в них пыльцевые зерна высыпаются на рыльце. Когда это происходит, пыльцевая клетка проскальзывает через небольшое отверстие в своей оболочке и пробирается вниз по пестику, чтобы достичь семязачатка в завязи. Происходит полное слияние, и сразу же образуется крошечный зародыш нового растения. Но в течение некоторого времени он неспособен вести самостоятельное существование и, как зародыш млекопитающего, живет как паразит на своем родителе. Родитель обеспечивает его защитной оболочкой, семенной кожурой, и под ней маленький зародыш разрастается до определенного размера, после чего, как зрелое семя, он разрывает связь с материнским организмом. Важно понимать, что семя растения — это не половая клетка, а молодой организм, который, за исключением оболочки, которую он носит, полностью принадлежит следующему поколению. В некоторых отношениях с

однолетними растениями происходит то же, что и со многими бабочками. В течение одного лета они зарождаются в результате слияния двух половых клеток и проходят определенные стадии развития личинок — бабочка как гусеница, растение как паразит на своей матери. Когда лето подходит к концу, каждый из них переходит в стадию покоя, чтобы пережить зимние холода — бабочка в виде куколки, а растение в виде семени, с той разницей, что гусеница обеспечивает себе оболочку сама, а растению ее обеспечивает его мать. С приходом весны и бабочка, и растение () появляются, созревают и сами созревают половые клетки, которые дают начало новому поколению.

Независимо от деталей развития, один важный факт очевиден. За исключением относительно редких случаев партеногенеза, новый организм, будь то растение или животное, возникает как совместный продукт двух половых клеток, полученных от особей разного пола. Такие половые клетки, будь то яйцеклетки или сперматозоиды, называются общим термином **«гаметы»** или «соединяющиеся клетки», а организм, образованный в результате слияния или соединения двух гамет, называется **«зиготой»**. Поскольку зигота возникает в результате соединения двух отдельных гамет, образованное таким образом существо на протяжении всей своей жизни следует рассматривать как двойную структуру, в которой компоненты, принесенные каждой из гамет, остаются тесно связанными в форме партнерства. Но когда зигота, в свою очередь, начинает формировать гаметы, партнерство разрывается, и процесс обращается вспять. Составляющие части двойной структуры распадаются с образованием набора отдельных структур — гамет.

Жизненный цикл вида из числа высших растений или животных можно разделить на три периода: (1) период изоляции в форме гамет, каждая из которых является живой единицей, неспособной к дальнейшему развитию без тесного соединения с другой гаметой, произведенной противоположным полом; (2) период объединения, в котором две гаметы соединяются в зиготу и взаимодействуют друг с другом (), чтобы в результате процесса деления клеток дать начало тому, что мы обычно называем индивидуумом со всеми его различными атрибутами и свойствами; и (3) период диссоциации, когда гаметы с одиночной структурой отделяются от той части зиготы с двойной структурой, которая составляет ее половую железу. Какова взаимосвязь между гаметой и зиготой, между зиготой и гаметой? Как свойства зиготы представлены в гамете и каким образом они распределяются от одной к другой? — это вопросы, которые помогают понять суть проблемы, лежащей в основе процесса наследственности.

Благодаря своей особой способности к росту и относительно большому размеру, которого они достигают, многие свойства зигот можно оценить путем наблюдения. Цвет животного или цветка, форма семени или узор на крыльях бабочки — все это свойства зигот, и все они поддаются непосредственной оценке. Иначе обстоит дело со свойствами гамет. В то время как разница между черной и белой птицей достаточно очевидна, никто не может определить визуально разницу между яйцом, из которого вылупится черная птица, и яйцом, из которого вылупится белая. Никто сегодня не может выделить из массы пыльцевых зерен те, которые дадут белые цветы, от тех, которые дадут цветные. Тем не менее, мы знаем, что, несмотря на кажущееся сходство, между гаметами должны существовать фундаментальные различия, даже между теми, которые происходят от одного и того же индивидуума. В настоящее время единственный способ оценить эти различия — наблюдать за свойствами зигот, которые они образуют. А поскольку для образования зиготы требуется две гаметы, мы находимся в положении, когда пытаемся определить свойства двух неизвестных по одной известной. К счастью, эта проблема не является чисто математической. Ее можно

решить экспериментальным методом, и насколько это удастся, будет показано на следующих страницах.

ГЛАВА II

ИСТОРИЧЕСКАЯ

Грегор Мендель, монах и аббат, заслуживает признания как основатель современной науки о наследственности. Благодаря ему в эти проблемы была привнесена совершенно новая идея, совершенно новое представление о природе живых существ. Родившийся в 1822 году в семье австро-силезского происхождения, он рано поступил в монастырь в Брюнне, и там, в уединении монастырского сада, провел с обычным горохом серию экспериментов, которые с тех пор стали так известны. В 1865 году, после восьми лет работы, он опубликовал результаты своих экспериментов в *«Трудах Общества естественной истории Брюнна»* в виде краткой статьи объемом около сорока страниц. Но, несмотря на свою краткость, важность результатов и ясность изложения всегда будут обеспечивать ей высокое место среди классических трудов по биологии. В течение тридцати пяти лет статья Менделя оставалась неизвестной, и только в 1900 году она была одновременно обнаружена несколькими выдающимися ботаниками. Причины этого любопытного пренебрежения не лишены интереса. До Менделя было проведено множество экспериментов по гибридизации. Классификационная работа Иоганна Адольфа Линнея () во второй половине XVIII века придала определенное значение слову «вид», и ученые начали обращать свое внимание на попытки выяснить, как виды связаны друг с другом. Одним из очевидных способов решения этой проблемы было скрещивание разных видов и наблюдение за результатами. В основном это делалось в первой половине XIX века, хотя такая работа почти полностью ограничивалась ботаниками. Помимо того, что растения поддаются гибридизации легче, чем животные, вероятно, была еще одна причина, по которой зоологи игнорировали эту форму исследования. Область зоологии шире, чем ботаника, и представляет гораздо большее разнообразие типов и структур. Отчасти из-за их важности в изучении медицины, а отчасти из-за их меньшего количества, анатомия растений была гораздо лучше известна, чем анатомия животного царства. Поэтому неудивительно, что в начале XIX века зоологи под влиянием Кювье и его учеников посвящали всю свою энергию описанию анатомии новых форм животной жизни, которые постоянно обнаруживались в результате тщательных исследований на родине и новых открытий за рубежом. В этот период у зоологов было мало склонности или стимулов для продолжения исследований в области гибридизации, которые занимали внимание некоторых ботаников. Усилия ботаников также не давали большого стимула для такой работы, поскольку, несмотря на труд, затраченный на эти эксперименты, результаты давали лишь путаницу фактов, не способствуя каким-либо видимым образом решению проблемы, для которой они были предприняты. После полувека экспериментальной гибридизации определение взаимосвязи между видами и разновидностями казалось столь же отдаленным, как и прежде. Затем в 1859 году появилась книга *«Происхождение видов»*, в которой Дарвин представил миру последовательную теорию, объясняющую, как один вид мог возникнуть из другого в результате постепенной эволюции. Вкратце, эта теория заключалась в следующем: у любого вида растений или животных способность к размножению, как правило, превышает доступные запасы пищи, и в результате возникающая конкуренция приводит к неизбежной борьбе за существование.

Из всех родившихся особей только часть, и зачастую очень небольшая, может выжить и произвести потомство. Согласно теории Дарвина, природа выжившей части не определяется только случайностью. Нет двух одинаковых особей одного вида, и среди возникающих вариаций некоторые позволяют их обладателям более успешно справляться с условиями конкуренции, в которых они существуют. По сравнению со своими менее удачливыми сородичами они имеют больше шансов выжить в борьбе за существование и, следовательно, оставить потомство. Аргументация дополняется дальнейшим предположением о принципе наследственности, в силу которого потомство, как правило, больше похоже на своих родителей, чем на других представителей вида. Родители, обладающие благоприятной вариацией, склонны передавать эту вариацию своему потомству, некоторым в большей, другим в меньшей степени. Те, кто обладает ею в большей степени, снова будут иметь больше шансов на выживание и передадут благоприятную вариацию в еще большей степени некоторым из своих потомков. Конкурентная борьба за существование в сочетании с определенными принципами вариации и наследственности приводит к медленному и непрерывному преобразованию видов посредством процесса, который Дарвин назвал естественным отбором.

Связность и простота теории, подкрепленная огромным массивом фактов, которые Дарвин терпеливо собрал воедино, быстро завоевала восторженную поддержку подавляющего большинства биологов. Проблема взаимосвязи видов, казалось, наконец-то была решена, и в течение следующих сорока лет зоологи и ботаники были заняты классификацией огромного массива анатомических фактов, которые уже были накоплены, а также добавлением и классификацией новых фактов в свете теории Дарвина. Исследование сравнительной анатомии и эмбриологии получило новый импульс, поскольку с принятием теории происхождения видов с изменениями на биологов легла обязанность продемонстрировать, каким образом животные и растения, сильно различающиеся по строению и внешнему виду, могут быть связаны друг с другом. С тех пор энергия как ботаников, так и зоологов () была направлена на построение гипотетических родословных, предполагающих различные пути эволюции, по которым одна группа животных или растений могла возникнуть из другой в результате длительного процесса естественного отбора. В целом можно сказать, что результаты этой работы показали, что разнообразные формы, в которых существуют живые организмы сегодня и существовали в прошлом, насколько это можно судить по палеонтологии, согласуются с точкой зрения, что все они связаны между собой общим происхождением, как того требует общепринятая теория эволюции, хотя в отношении точного пути происхождения любой конкретной группы животных () часто существуют значительные различия во мнениях. Очевидно, что все эти работы имеют мало или вообще не имеют отношения к тому, как формируются виды. Более того, работа Дарвина «*Происхождение видов*» отвлекла внимание от вопроса о происхождении видов. В то время, когда она была опубликована, его объяснение казалось настолько убедительным, что биологи приняли изложенные в ней понятия вариации и наследственности и перестали интересоваться работами гибридизаторов. Если бы статья Менделя появилась на десять лет раньше, трудно поверить, что она не привлекла бы к себе должного внимания. Появившись через несколько лет после публикации великого труда Дарвина, она застала умы людей успокоенными в отношении поднятых им проблем, а их мысли и энергию направленными на другие вопросы.

Тем не менее, примерно в это же время была сделана одна интересная и заслуживающая внимания попытка дать более точное определение термину «наследственность». Фрэнсис Гальтон, двоюродный брат Дарвина, работая с данными, касающимися разведения бассет-

хаундов, обнаружил, что он может выразить в виде четкой статистической схемы соотношение, в котором различные цвета появлялись в последующих поколениях. Каждый индивид рассматривался как обладающий определенным наследием, которое можно было выразить в виде единицы. Из этого в среднем $\frac{1}{2}$ происходило от двух родителей (т. е. $\frac{1}{4}$ от каждого родителя), $\frac{1}{4}$ от четырех дедушек и бабушек, $\frac{1}{8}$ от восьми прадедушек и прабабушек и так далее. *Закон наследственности предков*, как его называли, с достаточной точностью выражает некоторые статистические явления, связанные с передачей признаков в смешанной популяции. Но проблема того, как признаки распределяются от гамет к зиготе и от зиготы к гамете, осталась прежней. Наследственность по сути является физиологической проблемой, и хотя статистика может подсказать направление эксперимента, в конечном итоге прогресс должен основываться на экспериментальных фактах. По этой причине, несмотря на свою изобретательность и оригинальность, теория Гальтона и последующие статистические работы, основанные на ней, не дали нам более глубокого понимания природы наследственного процесса.

В то время как Гальтон работал в Англии, немецкий зоолог Август Вейсман разрабатывал сложную теорию наследственности « », которая в конечном итоге появилась в его работе «*Гермплазма*» (1885), книге, которая запомнилась одним заметным вкладом в эту тему. До публикации работы Вейсмана было общепринято, что изменения, происходящие с индивидуумом в течение его жизни в результате различных условий питания и окружающей среды, могут передаваться потомству. В этом биологи следовали Дарвину, который считал, что изменения в организме родителя, вызванные увеличением использования или неиспользованием какой-либо части или органа, передаются детям. Теория Вейсмана включала концепцию резкого разделения между общими тканями организма, или соматоплазмой, и репродуктивными железами, или гермплазмой. Индивид был лишь носителем необходимой гермплазмы, свойства которой были определены задолго до того, как он стал способен вести самостоятельное существование. Поскольку эта концепция противоречила возможности наследования «приобретенных признаков», Вейсман подверг сомнению доказательства, на которых она основывалась, и показал, что она рушится при любом критическом рассмотрении. Таким образом, заставив биологов пересмотреть свои представления о наследственных эффектах использования и неиспользования, Вейсман оказал ценную услугу генетике и во многом проложил путь для последующих исследований.

Еще один важный шаг был сделан в 1895 году, когда Бейтсон вновь обратил внимание на проблему происхождения видов и задал вопрос, соответствуют ли принятые представления о вариации и наследственности фактам. Вообще говоря, виды не переходят плавно один в другой, а различия между ними резкие и специфические. Откуда берется эта преобладающая дискретность, если процесс, в результате которого они возникли, представляет собой накопление мельчайших и почти незаметных различий? Почему в природе не встречается больше промежуточных форм, чем известно на самом деле? Бейтсон понял, что для ответа на этот вопрос нам необходимо более точное знание природы вариаций и природы наследственного процесса, посредством которого эти вариации передаются. И лучший способ получить эти знания — оставить мертвых в покое и вернуться к изучению живых. Правда, что в прошлом экспериментальное разведение приносило в основном разочарования. Правда и то, что не было никаких ощутимых подсказок, по которым можно было бы направлять эксперименты в настоящее время. Тем не менее, только в такой работе казалось, что есть надежда на окончательный успех.

Через несколько лет появился первый том замечательной книги де Фриза «*Теория мутаций*». На основании длительного изучения энотеры (*Oenothera*) де Фриз пришел к выводу, что новые разновидности внезапно возникают из старых в результате резких скачков или мутаций, а не в результате какого-либо процесса, связанного с постепенным накоплением мельчайших различий (). Число поразительных примеров из числа самых разных растений, которые он смог привести, в значительной степени убедило биологов в том, что дискретность в вариациях была более распространенным явлением, чем предполагалось до сих пор, и многие начали сомневаться в том, что объяснение способа эволюции, которое было общепринятым в течение сорока лет, было в конце концов верным. Такова была вкратце перспектива в центральной проблеме биологии во время повторного открытия работ Менделя.

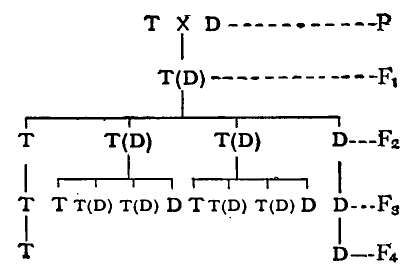
ГЛАВА III

РАБОТА МЕНДЕЛЬ

Задача, которую Мендель поставил перед собой, заключалась в том, чтобы получить ясное представление о том, как определенные и фиксированные разновидности, встречающиеся в пределах одного вида, связаны друг с другом, и он с самого начала понял, что наилучший шанс на успех заключается в работе с материалом такого характера, который позволяет свести проблему к ее простейшим терминам. Он решил, что растение, с которым он будет работать, должно быть нормально самоопыляющимся и не подверженным скрещиванию под воздействием насекомых, и в то же время должно обладать определенными фиксированными разновидностями, которые размножаются в соответствии с типом. В обычном горохе (*Pisum sativum*) он нашел растение, которое искал. Выносливый однолетник, плодовой, легко обрабатываемый, *Pisum* имеет еще одно преимущество: насекомые, которые обычно посещают цветы, не могут собирать с него пыльцу и, таким образом, вызывать перекрестное оплодотворение. В то же время он существует в нескольких разновидностях, имеющих хорошо выраженные и фиксированные различия. Цветы могут быть фиолетовыми, красными или белыми; растения могут быть высокими или карликовыми; зрелые семена могут быть желтыми или зелеными, круглыми или морщинистыми — это лишь некоторые из признаков, по которым различные сорта гороха отличаются друг от друга.

При планировании своих экспериментов по скрещиванию Мендель занял позицию, которая резко отличала его от более ранних гибридизаторов. Он понял, что их неспособность выявить общий принцип наследственности на основе результатов перекрестного оплодотворения была связана с тем, что они не сосредоточились на конкретных признаках и не проследили их тщательно через несколько поколений. Он старался избежать этой причины неудач и на протяжении всех своих экспериментов скрещивал растения с резко контрастными признаками, посвящая свои усилия наблюдению за поведением этих признаков в последующих поколениях. Так, в одной серии экспериментов он сосредоточил свое внимание на передаче признаков высокого роста и карликовости, игнорируя в рамках этих экспериментов любые другие признаки, по которым родительские растения могли отличаться друг от друга. Для этой цели он выбрал два сорта гороха, один высотой около 6 футов, а другой около 1½ фута. Предыдущие испытания показали, что каждый сорт давал

потомство, соответствующее его особенной высоте. Эти два сорта были искусственно скрещены ц друг с другом, и было обнаружено, что не имеет значения, какой из них использовался в качестве пыльцевого родителя, а какой — в качестве семяпочного родителя. В обоих случаях результат был одинаковым. Результатом скрещивания высокого сорта с карликовым во всех случаях были только высокие растения, такие же высокие или даже немного выше высокого родителя. По этой причине Мендель назвал высокий рост **доминантным**, а карликовость — **рецессивным** признаком. Следующим этапом было собрать и посеять семена этих высоких гибридов. В следующем году такие семена дали смешанное поколение, состоящее из высоких и карликовых растений, *но без промежуточных форм*. Вырастив значительное количество таких растений, Мендель смог установить, что количество высоких растений в этом поколении было почти в три раза больше, чем количество карликовых. Как и в предыдущем году, семена были тщательно собраны из этого, второго гибридного поколения, и в каждом случае *семена от каждого отдельного растения были собраны отдельно и отдельно посеяны в следующем году*. Благодаря такому уважительному отношению к индивидуальности различных растений, какими бы похожими они ни были друг на друга, Мендель нашел ключ, который ускользал от всех его предшественников. Семена, собранные с рецессивных карликов, дали чистый результат, производя на свет только карликов. И это было верно для каждого испытанного карлика. Но с высокими растениями дело обстояло совсем иначе. Хотя они были неотличимы по внешнему виду, некоторые из них давали потомство, соответствующее исходному типу, а другие вели себя как исходные высокие гибриды, давая поколение, состоящее из высоких и карликовых растений в соотношении три к одному (). Подсчет показал, что количество высоких растений, дававших карликовые, было в два раза больше, чем количество высоких растений, дававших потомство, соответствующее исходному типу.



Если обозначить карликовое растение как D, чистопородное высокое растение как T, а высокое растение, дающее как высоких, так и карликовых потомков в соотношении 3 : 1, как T(D), то результаты этих экспериментов можно кратко обобщить в приведенной выше схеме.^[2]

Мендель проводил эксперименты с другими парами контрастных признаков и обнаружил, что во всех случаях они следовали одной и той же схеме наследования. Так, цветные цветы доминировали над белыми, в зрелых семенах желтый цвет доминировал над зеленым, а круглая форма доминировала над морщинистой и т. д. Во всех случаях, когда речь шла о наследовании альтернативной пары признаков, результатом скрещивания в последующих поколениях было появление трех и только трех различных типов особей, а именно: доминантных, которые давали чистопородное потомство, доминантных, которые давали как доминантное, так и рецессивное потомство в соотношении 3 : 1, и рецессивных, которые всегда давали чистопородное потомство. Определив общую схему наследования, которая, как показал эксперимент, была верна для каждой из семи пар альтернативных признаков, с которыми он работал, Мендель приступил к теоретической интерпретации этой схемы, которая, как он ясно понимал, должна была быть сформулирована в терминах половых клеток. Он представлял себе гаметы как носители чего-то, способного давать начало признакам растения, но считал, что любая отдельная гамета может нести только один из любой альтернативной пары признаков. Данная гамета могла нести высокий рост *или* карликовость, но не и то, и другое. Эти два признака были взаимоисключающими в отношении гаметы. Она должна была быть чистой по одному из этих признаков, и эта концепция чистоты гамет является наиболее существенной частью теории Менделя.

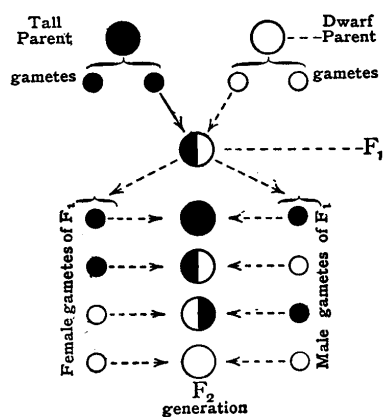


Рис. 1.

Схема наследования при скрещивании высокого и карликового гороха. Гаметы представлены маленькими кружками, а зиготы — большими.

Теперь мы можем перейти с помощью прилагаемой схемы (рис. 1) к выводам, которые должны вытекать из концепции Менделя о природе гамет, и посмотреть, насколько они согласуются с фактами. Поскольку исходное высокорослое растение принадлежало к штамму, который размножался правильно, все произведенные им гаметы должны иметь признак высокорослости. Аналогично, все гаметы исходного карликового растения должны иметь признак карликовости. Помесь этих двух означает объединение гаметы, содержащей высокий рост, с гаметой, несущей карликовость. Благодаря полностью доминирующей природе высокорослого признака, такое растение по внешнему виду неотличимо от чистого высокорослого, но оно заметно отличается от него по природе половых клеток, которые оно дает. Когда происходит образование гамет, элементы, представляющие карликовость и высокий рост, **отделяются** друг от друга, так что половина произведенных гамет содержит один, а половина - другой из этих двух элементов. Ибо, согласно гипотезе, каждая гамета должна быть чистой по тому или иному из этих двух признаков. И это верно как для семян, так и для пыльцевых зерен. Следовательно, такие гибридные растения F_1 должны давать серию семян, состоящих из высокорослых и низкорослых семян, и должны давать их в равном количестве. И точно так же с пыльцевыми зернами. Теперь мы можем рассчитать, что должно произойти, когда такой ряд пыльцевых зерен встретится с таким рядом семян, *т.е.* Природу поколения, которое должно появиться, когда гибриду позволят оплодотворить себя. Предположим, что имеется 4х семян, так что 2х являются "высокими", а 2х являются "карликовыми". Они соприкасаются с массой пыльцевых зерен, половина из которых "высокие", а половина - "карликовые". Очевидно, что "высокая" семяпочка имеет равные шансы быть оплодотворенной "высоким" или "карликовым" пыльцевым зерном. Следовательно, из наших 2х "высоких" семян, х будут оплодотворены "высокими" пыльцевыми зернами, а х будут оплодотворены "карликовыми" пыльцевыми зернами. Первые должны дать начало высоким растениям, и поскольку карликовый признак у них полностью устранен, они должны в будущем размножаться настоящим образом. Последние также должны давать начало высоким растениям, но поскольку они также несут в себе рецессивный карликовый признак, при скрещивании они должны давать как хвостатые, так и карликовые растения. Каждая из 2х карликовых семян, опять же, имеет равные шансы быть оплодотворенной "высоким" или "карликовым" пыльцевым зерном. Следовательно, х даст начало высоким растениям, несущим рецессивный карликовый признак, в то время как х даст растения, из которых был исключен высокий признак, *т.е.* к чистым рецессивным карликам. Следовательно, из 4х семян самоопыляемого гибрида мы должны получить 3х высоких и х карликовых растений. И из 3х таллов х должны давать потомство, соответствующее росту, в то время как оставшиеся 2х, образовавшиеся подобно исходному гибриду в результате объединения "высокой" и "карликовой" гамет, должны вести себя так же при скрещивании и давать таллов и карликов в соотношении 3 : 1. Теперь это именно тот результат, который фактически получен экспериментально (см. стр. 17), и близкое соответствие результатов эксперимента с результатами, полученными при допущении чистоты генома. гаметы в том виде, в каком их сформулировал Мендель, дают сильнейшие аргументы в пользу того, чтобы рассматривать природу гамет и их связь с признаками зигот так, как это сделал он.

Эту теорию можно подвергнуть дальнейшей проверке. Объяснение соотношения доминантов и рецессивов 3 : 1 в поколении F_2 считается объясненным тем, что особи F_1 производят равное количество гамет, несущих доминантные и рецессивные элементы соответственно. Если теперь скрестить растение F_1 с чисто рецессивным, мы объединим серию гамет, состоящую из равного количества доминантных и рецессивных, с серией, состоящей исключительно из рецессивных. Мы должны от такого скрещивания получить

равное количество доминантных и рецессивных особей, и, кроме того, все доминанты, полученные таким образом, должны давать как доминантных, так и рецессивных особей в соотношении 3 : 1 при выведении от них самих. Оба эти ожидания были полностью подтверждены экспериментом, и скрещивание с рецессивным в настоящее время является признанным способом проверки того, является ли растение или животное, несущее доминантный признак, чистым доминантом или нечистым доминантом, несущим рецессивный признак. В первом случае все потомство будет принадлежать к доминирующей форме, в то время как во втором оно будет состоять в среднем из равного количества доминантов и рецессивов.

До сих пор нас интересовали результаты, полученные при скрещивании двух особей, отличающихся одной парой признаков, и интерпретация этих результатов. Но Мендель также использовал растения, которые отличались более чем одной парой отличительных признаков. В таких случаях он обнаружил, что каждая пара признаков следовала одному и тому же определенному правилу, но что наследование каждой пары было абсолютно независимым от другой. Так, например, когда высокое растение с цветущими цветами скрещивали с карликовым растением с белыми цветками, в результате получался гибрид высокого растения с цветущими цветами. Потому что окрашенные цветы преобладают над белыми, а высота - над карликовостью. В следующем поколении есть растения с цветными цветками и растения с белыми цветками в пропорции 3 : 1, и в то же время высокие растения и карликовые растения в той же пропорции. Следовательно, вероятность того, что у высокого растения будут цветные цветки, в три раза выше, чем вероятность того, что у него будут белые цветки. И это также верно для карликовых растений. Следовательно, в результате этого скрещивания мы должны ожидать поколение F_2 , состоящее из четырех классов, а именно. цветные точки, белые точки, цветные карлики и белые карлики, и мы должны далее ожидать, что эти четыре формы появятся в соотношении 9 цветных точек, 3 белых точки, 3 цветных карлика и 1 белый карлик. Ибо это единственное соотношение, которое удовлетворяет условиям, согласно которым количество белых должно составлять по отношению к карликам 3 : 1, и в то же время цветных должно быть по отношению к белым 3 : 1. И это те пропорции, которые Мендель обнаружил на самом деле в своих экспериментах. Выражаясь в более общей форме, можно утверждать, что при скрещивании двух особей, различающихся двумя парами дифференцирующих признаков, гибриды (F_1) все имеют одинаковую форму, проявляющую доминантный признак каждой из двух пар, в то время как поколение F_2 , произведенное такими гибридами, состоит в среднем из 9 особей, демонстрирующих оба доминантных признака, 3 особей, демонстрирующих один доминантный и один рецессивный, 3 особей, демонстрирующих другой доминантный и другой рецессивный признаки, и 1 особь, демонстрирующая оба рецессивных признака. И, как указал Мендель, этот принцип может быть распространен на неопределенный срок. Если, например, родители отличаются тремя парами признаков A , B и C , соответственно доминирующими для a , b и c , то все особи F_1 будут иметь форму ABC , в то время как поколение F_2 будет состоять из 27 ABC , 9 ABC , 9 AbC , 9 aBC , 3 Abc , 3 Abc , 3 abC и 1 abc . Когда особи, различающиеся по ряду альтернативных признаков, скрещиваются вместе, гибридное поколение, при условии, что первоначальные родители были чистыми линиями, состоит из растений одной и той же формы; но когда они скрещиваются в результате перераспределения различных признаков. Это перераспределение следует одному и тому же определенному правилу для каждого признака, и если известна конституция первоначальных родителей, то природу поколения F , т.е. количество возможных форм и пропорции, в которых они встречаются, можно легко вычислить. Более того, как показал

Мендель, мы также можем рассчитать шансы на то, что любая данная форма будет правильно размножаться. К этому пункту, однако, мы вернемся позже.

Об экспериментах Менделя с фасолью здесь достаточно сказать, что они подтвердили его более обширную работу с горохом. Известно также, что он проводил эксперименты со многими другими растениями, и некоторые из его результатов случайно приведены в серии его писем ботанику Негели. Разведению и скрещиванию пчел он также уделял много времени и внимания, но, к сожалению, записи об этих экспериментах, по-видимому, утеряны. Единственная другая опубликованная работа, которой мы располагаем, посвященная наследственности, - это краткая статья о некоторых экспериментах по скрещиванию с бражником (*Hieracium*), родом, который он выбрал для работы из-за огромного количества форм, под которыми он существует в природе. Скрещивая более различные разновидности, он, очевидно, надеялся вывести некоторые из этих многочисленных диких форм и таким образом пролить свет на их происхождение и природу. В этой надежде он разочаровался. Отчасти из-за больших технических трудностей, связанных с перекрестным оплодотворением этих цветов, ему удалось получить очень мало гибридов. Более того, поведение тех, которые он действительно получил, было совершенно противоположным тому, что он обнаружил в горохе. Вместо того, чтобы давать разнообразные формы в поколении F_2 , они размножались по-настоящему и продолжали это делать до тех пор, пока за ними наблюдали. Более поздние исследования показали, что это связано со своеобразной формой партеногенеза (см. стр. [135](#)), а не с какой-либо неспособностью признаков четко отделяться друг от друга в гаметах. Мендель, однако, не мог знать об этом, и его неспособность обнаружить в *Hieracium* какие-либо указания на правило, которое, как он обнаружил, применимо как к гороху, так и к фасоли, должно быть, была источником значительного разочарования. То ли по этой причине, то ли из-за полного пренебрежения к его работе научным миром, Мендель отказался от своих экспериментальных исследований в последние годы своей жизни. Последние годы его жизни были омрачены плохим здоровьем и озлоблены разногласиями с правительством по вопросу о правах его монастыря. Он умер от болезни Брайта в 1884 году.

Примечание.—Вскоре после открытия статьи Менделя возникла потребность в терминах общего характера для выражения конституции индивидов в отношении унаследованных признаков, и Бейтсон соответственно предложил слова гомозигота и гетерозигота. Индивидуум называется гомозиготным по данному признаку, когда он был сформирован двумя гаметами, каждая из которых несет этот признак, и все гаметы гомозиготы несут признак, по которому она гомозиготна. Однако, когда зигота образована двумя гаметами, из которых одна несет данный признак, а другая нет, говорят, что она гетерозиготна по данному признаку, и только половина гамет, произведенных такой гетерозиготой, несут этот признак. Индивид может быть гомозиготным по одному или нескольким признакам и в то же время может быть гетерозиготным по другим.

ГЛАВА IV

ТЕОРИЯ ПРИСУТСТВИЯ И ОТСУТСТВИЯ

К счастью для развития биологической науки, повторное открытие работ Менделя обнаружило небольшую группу биологов, глубоко интересующихся проблемами

наследственности и самих занимающихся экспериментальной селекцией. Этим людям сразу стало очевидно необычайное значение открытия. В результате своих экспериментов, проведенных без ведома статьи Менделя, де Фриз, Корренс и Чермак смогли подтвердить его результаты на горохе и других растениях, в то время как Бейтсон был первым, кто продемонстрировал их применение на животных. С тех пор летопись неуклонно прогрессировала, и результатом десятилетней работы было все более и более четкое установление фундаментальной природы открытия Менделя. Было обнаружено, что схема наследования, которую он сформулировал первым, применима к таким разнообразным признакам, как рост, волосатость, окраска и форма цветка у растений, форма пыльцевых зерен и строение плодов; в то время как среди животных окрас шерсти млекопитающих, форма перьев и гребня у домашней птицы, вальсирующая походка японских мышей и цвет глаз у человека - это лишь несколько примеров разнообразия признаков, которые все подчиняются одному и тому же закону передачи. И со временем многие случаи, которые поначалу казались выпадающими из схемы, были постепенно приведены в соответствие в свете более полных знаний. Некоторые из них будут рассмотрены в последующих главах этой книги. Тем временем мы можем заняться единственной модификацией первоначальных взглядов Менделя, которая возникла на основе более обширных знаний.

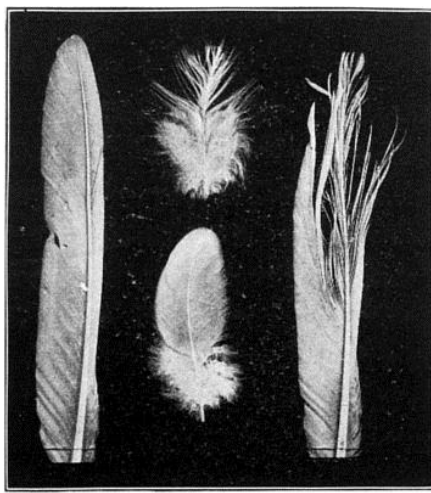


Рис. 2.

Перо крыла и контурное перо обыкновенной и шелковистой домашней птицы. Своеобразный неровный вид шелковистых перьев обусловлен отсутствием маленьких крючков или бородок, которые удерживают колючки вместе. Состояние шелковистости является рецессивным.

Как мы уже видели, Мендель считал, что в гамете есть либо определенное нечто, соответствующее доминантному признаку, либо определенное нечто, соответствующее рецессивному признаку, и что эти нечто, какими бы они ни были, не могут сосуществовать ни в одной отдельной гамете. Для обозначения этих вещей мы будем в будущем использовать термин **фактор**. Фактор, таким образом, - это то, что соответствует в гамете **единому признаку**, который проявляется в той или иной форме в процессе развития зиготы. Высота горошины является единичным признаком, и считается, что гаметы, в которых она представлена, содержат фактор, определяющий высоту. Помимо их существования в гамете и способа передачи, мы не делаем никаких предположений относительно природы этих факторов.

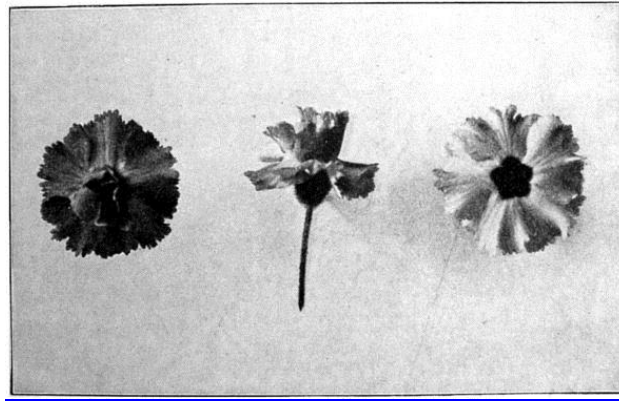


Рис. 3.

Два махровых и обычный одиночный цветок примулы. Эта форма махровых цветков является рецессивной по отношению к одиночным.

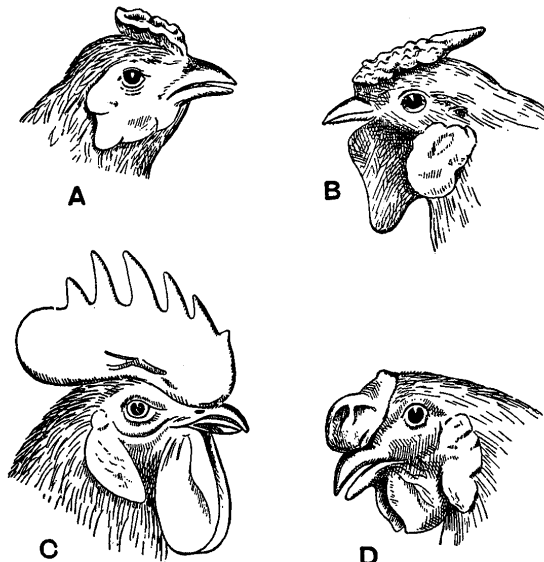
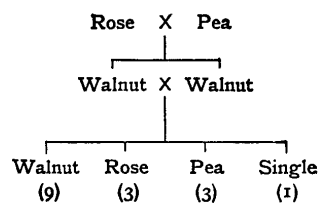


Рис. 4.

Птичьи гребни. А - гороховые; В - розовые; С - одиночные; D - ореховые.

По мнению Менделя, существовал фактор, соответствующий доминантному признаку, и другой фактор, соответствующий рецессивному признаку каждой альтернативной пары единичных признаков, и признаки были альтернативными, потому что ни одна гаметная клетка не могла нести более одного из двух факторов, принадлежащих альтернативной паре. С другой стороны, Мендель предположил, что на нем всегда был либо один, либо другой из такой пары. По мере продолжения экспериментальной работы вскоре стало ясно, что существуют случаи, которые не могут быть выражены в терминах этой концепции. Природу трудности и способ, которым она была преодолена, возможно, лучше всего понять, рассмотрев серию экспериментов, в ходе которых она возникала. Многие из различных пород домашней птицы характеризуются определенной формой гребня, и в определенных случаях их наследование было тщательно проработано. Было показано, что розовый гребень (рис. 4, Б) с его уплощенной сосочковатой верхней поверхностью и выступающим назад острием был обычным доминирующим по сравнению с глубоко зазубренным

высоким одиночным гребнем (рис. 4, В), который характерен для средиземноморских рас. Эксперимент также показал, что гороховый гребень (рис. 4, А), форма с низким центральным и двумя хорошо развитыми боковыми гребнями, подобная той, что встречается у индейской дичи, ведет себя как простая доминанта по сравнению с одиночным гребнем. Возник интересный вопрос о том, что произойдет, когда роза и горошек, две формы, каждая из которых доминирует по отношению к одной и той же третьей форме, будут скрещены вместе. Казалось разумным предположить, что вещи, альтернативные одному и тому же, будут альтернативны друг другу — что в гибридах будут доминировать либо роза, либо горох, и что поколение F_2 будет состоять из доминантов и рецессивов в соотношении 3 : 1. Результат эксперимента, однако, был совсем другим. Скрещивание розы и горошка привело к созданию гребня, совершенно непохожего ни на один из них. Это так называемый гребень из грецкого ореха (рис. 4, D), из-за его сходства с половинкой грецкого ореха, представляет собой тип гребня, который обычно характерен для малайской домашней птицы. Более того, когда эти птицы F_1 были скрещены вместе, был получен еще один неожиданный результат. Как и ожидалось, в поколении F_2 появились три формы: ореховая, розовая и гороховая. Но также появилась определенная доля птиц с одним гребнем, и среди многих сотен цыплят, выведенных таким способом, пропорции, в которых появились четыре формы орех, роза, горох и одиночный, были 9 : 3 : 3 : 1.



Теперь, как показал Мендель, это соотношение, обнаруженное в поколении F_2 , когда первоначальные родители различаются двумя парами альтернативных признаков, и из пропорций, в которых встречаются различные формы гребня, мы должны заключить, что орех содержит обоих доминантов, розовый и гороховый по одному доминанту каждый, в то время как одиночный является доминирующим. чисто для обоих рецессивных признаков. Это согласуется с последующими экспериментами по разведению, поскольку одиночки размножались совершенно верно, как только появлялись на свет. Пока ситуация ясна. Сложность возникает, когда мы пытаемся определить эти две пары признаков. Как нам выразить тот факт, что, хотя single ведет себя как простой рецессив либо к pure rose, либо к pure pea, он все же может появиться в F_2 от скрещивания этих двух чистых форм, хотя ни одна из них, по мнению Менделя, не должна содержать single? Объяснение, которое простым способом охватывает факты, - это то, что было названо теорией "Присутствия и отсутствия". Согласно этой теории, доминантный характер альтернативной пары обязан своим доминированием присутствию фактора, который отсутствует в рецессивном. Высокорослый горох высок благодаря наличию в нем фактора, определяющего высоту, но при отсутствии этого фактора горох остается карликовым. Все сорта гороха карликовые, но высокорослый - это карлик плюс фактор, который превращает его в высокорослый. Вместо того, чтобы характеристики альтернативной пары были обусловлены двумя отдельными факторами, мы теперь рассматриваем их как выражение единственно двух возможных состояний одного фактора, а именно. его присутствие или его отсутствие. Концепция, вероятно, станет яснее, если мы подробно проследим за ее применением к случаю с птичьими гребнями. В данном случае мы имеем дело с передачей двух факторов, розы (R) и гороха (P), присутствие каждого из которых является альтернативой его отсутствию. Птица с розовыми гребнями содержит фактор для розы, но не для гороха, а птица с горошинами содержит фактор для гороха, но не для розы. Когда у птицы присутствуют оба фактора, как в гибриде, полученном путем скрещивания розы с

горохом, в результате получается грецкий орех. Для удобства аргументации мы можем обозначить наличие данного фактора заглавной буквой, а его отсутствие - соответствующей строчной. Использование маленькой буквы - это просто символический способ намекнуть на то, что определенный фактор отсутствует в гамете или зиготе. Представленная таким образом зиготическая конституция чистокровной птицы с розовыми гребнями - это $RRpp$; ибо она образовалась в результате объединения двух гамет, обе из которых содержали R , но не P . Аналогично мы можем обозначить чистокровную птицу с розовыми гребнями как $rrPP$. При скрещивании розы с горохом происходит объединение между гаметой Rp и гаметой rP , в результате чего образуется гетерозигота конституции $RrPp$. Использование здесь маленьких букв сообщает нам, что такая зигота содержит только однократную дозу каждого из факторов R и P , хотя, конечно, для зиготы, полученной подходящим способом, возможно наличие двойной дозы любого фактора. Теперь, когда у такой птицы начинают формироваться гаметы, происходит разделение между частью зиготической клетки, содержащей R , и частью, которая его не содержит (r). Следовательно, половина его гамет будет содержать R , а другая половина будет без него (r). Аналогично, половина его гамет будет содержать P , а другая половина будет без него (p). Очевидно, что шансы на то, что R будет распределен по гамете с P или без него, равны. Следовательно, гаметы, содержащие R , будут двух видов, RP и Rp , и они будут производиться в равных количествах. Аналогичным образом гаметы без R также будут двух видов, rP и rp , и они, опять же, будут производиться в равных количествах. Таким образом, каждая из гибридных птиц с гребнем грецкого ореха дает начало серии, состоящей из равного количества гамет четырех различных типов RP , Rp , rP и rp ; и скрещивание вместе таких птиц F_1 означает объединение двух таких серий гамет. Когда это происходит, яйцеклетка любого из четырех типов имеет равные шансы быть оплодотворенной сперматозоидом любого из четырех типов. Удобным и простым методом демонстрации того, что происходит при таких обстоятельствах, является метод, иногда называемый методом "шахматной доски". Для двух серий, каждая из которых состоит из четырех различных типов гамет, нам потребуется квадрат, разделенный на 16 частей. Четыре члена игрового ряда сначала записываются горизонтально через четыре набора по четыре клетки, так что серия повторяется четыре раза. Затем она записывается вертикально четыре раза, соблюдая тот же порядок. Таким простым механическим способом представлены все возможные комбинации в их надлежащих пропорциях.

RP RP	RP Rp	RP rP	RP rp
Walnut	Walnut	Walnut	Walnut
Rp RP	Rp Rp	Rp rP	Rp rp
Walnut	Rose	Walnut	Rose
rP rP	rP Rp	rP rP	rP rp
Walnut	Walnut	Pea	Pea
rp RP	rp Rp	rp rP	rp rp
Walnut	Rose	Pea	Single

Рис.

Диаграмма, иллюстрирующая природу поколения F_2 от скрещивания $rose\ comb \times pea\ comb$. Рис. На рис.5 показан результат применения этого метода к нашим сериям RP , Rp , rP , rp , а 16 квадратов представляют различные виды образующихся зигот и пропорции, в которых они встречаются. Как показано на рисунке, 9 зигот содержат как R , так и P , имея двойную или однократную дозу любого или обоих этих факторов. Такие птицы должны быть полностью вычесаны из грецкого ореха. Три из 16 зигот содержат R , но не P , и это, должно быть, птицы с розовыми гребнями. Три, опять же, содержат P , но не R и должны быть птицами с

горошинами. Наконец, один из 16 не содержит ни *R*, ни *P*. Это не может быть роза — это не может быть горошек. Следовательно, это должно быть что-то другое. На самом деле это один. Почему он должен быть единственным, а не чем-то другим, следует из того, что мы уже знаем о поведении этих различных форм гребней. Ибо роза доминирует по отношению к одиночке; следовательно, согласно теории Присутствия и Отсутствия, роза - это единица плюс фактор, который превращает одиночку в розу. Если бы мы могли убрать фактор "розы" из птицы с розовыми гребнями, то в поле зрения появился бы основной сингл. Точно так же гороховая гребенка - это единица плюс фактор, который превращает единицу в горошину, а грецкий орех - это единица, которая обладает двумя дополнительными модифицирующими факторами. Единство, по сути, лежит в основе всех этих сот, и если мы напишем их зиготическое строение полностью, мы должны обозначить грецкий орех как *RRPPSS*, розу как *RRppSS*, горошину как *rrPPSS*, а одиночное растение как *rrppSS*. Скрещивание розы с горошком приводит к перетасовке соответствующих факторов, и в соответствии с принципом сегрегации образуются некоторые зиготы, в которых ни один из модифицирующих факторов *R* и *P* присутствуют, и тогда единственный символ может проявиться.

Теория присутствия и отсутствия сегодня является общепринятой среди изучающих эти вопросы. Это не только дает простое объяснение замечательному факту, что во всех случаях менделевского наследования мы должны быть в состоянии выразить наши единичные признаки в терминах альтернативных пар, но, как у нас будет возможность сослаться позже, это дает ключ к пониманию того, каким образом различные одомашненные разновидности растений и животных произошли от своих диких прототипов.

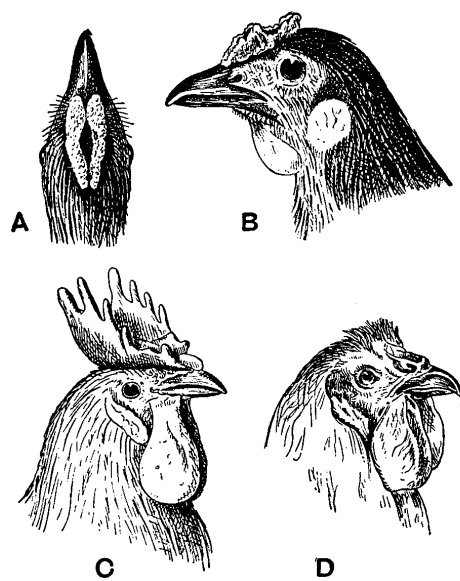
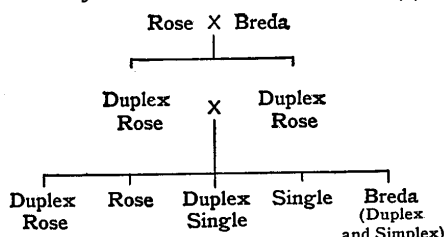


Рис. 6.

Птичьи гребни. А и В, F₁ курица от *rose* × *Breda*; С, F₁ петух от креста *single* × *Breda*; D, голова петуха от *Breda*.

Прежде чем покинуть эту тему, мы можем привлечь внимание к некоторым экспериментам, которые предлагают убедительное подтверждение мнения о том, что гребень розы является единственным, к которому был добавлен модифицирующий фактор для придания розовости. Утверждалось, что если бы мы могли найти тип гребня, в котором отсутствовал фактор единичности, то при скрещивании такого гребня с розой мы должны, если в основе розы действительно лежит единичность, получить несколько единичных гребней в F₂ от такого скрещивания. Такой гребень нам посчастливилось найти у птицы бреда, породы,

широко используемой в Голландии. Об этой птице обычно говорят как о птице без гребня, поскольку место гребня занимает покров из коротких щетинистых перьев (рис. 6, Г). На самом деле он имеет подобие расчески в виде двух крошечных боковых бугорков из гребенчатой ткани. Характерной чертой также для этой породы является высокое развитие роговых ноздрей, что, вероятно, связано с почти полным отсутствием гребня. Первым шагом в эксперименте было доказать отсутствие фактора единичности в Бреде. При скрещивании Breda с single у птиц F₁ обнаруживается крупный гребень в форме двойного одиночного гребня, в котором две части соединены спереди, но расходятся друг от друга к затылку (рис. 6, В). В Breda присутствует элемент двойственности, который доминирует над простотой обычной одинарной расчески. Но он не может содержать фактор для одиночной гребенки, потому что как только он добавляется к нему путем пересечения с одиночной



гребенкой, приобретает большой размер и по внешнему виду полностью отличается от своего почти полного отсутствия в чистой Бреде. Теперь, когда бреду скрещивают с розой, двуличность доминирует из-за простоты, а роза - из-за отсутствия гребня, и поколение F₁ состоит из птиц, обладающих двойными розовыми гребнями (рис. 6, А и Б). При совместном разведении таких птиц мы получаем поколение, состоящее из Bredas, duplex roses, роз, duplex singles и одиночек. Из нашего предыдущего эксперимента мы знаем, что синглы не могли быть получены из Бреды, поскольку гребенка для Бреды, к которой был добавлен фактор для сингла, больше не остается Бредой. Следовательно, он должен был произойти от розы, что подтверждает нашу точку зрения о том, что роза на самом деле представляет собой единый гребень, который дополнительно содержит доминирующий модифицирующий фактор (R), присутствие которого превращает его в розу. Поэтому мы будем исходить из того, что существуют хорошие экспериментальные доказательства теории присутствия и Отсутствия, и изложим в их терминах различные случаи, которые будут рассмотрены в последующих главах.

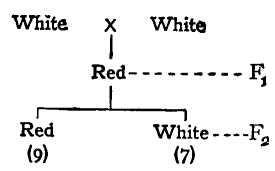
ГЛАВА V

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ФАКТОРОВ

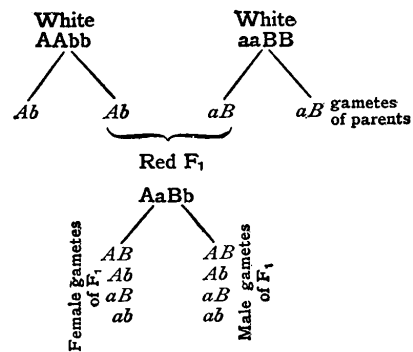
Теперь мы достигли точки, на которой можно сформулировать определенную концепцию живого организма. Растение или животное - это живое существо, свойства которого в значительной степени могут быть выражены в терминах единичных признаков, и именно обладание большим или меньшим количеством таких единичных признаков дает нам возможность проводить четкие различия между одним индивидуумом и другим. Эти единичные признаки представлены определенными факторами в гамете, которые в процессе наследственности ведут себя как неделимые сущности и распределяются по определенной схеме. Фактор для того или иного единичного признака либо присутствует в гамете, либо его нет. Он должен присутствовать полностью или полностью отсутствовать. Во всяком случае, такова точка зрения, к которой привел нас недавний эксперимент. Но что

касается природы этих факторов, условий, при которых они существуют в гамете, и способа, которым они оказывают свое специфическое воздействие на зиготу, мы в настоящее время почти полностью в неведении.

Случай с птичьими гребнями поднимает важный вопрос о степени, в которой различные факторы могут влиять друг на друга в зиготе. Факторы розы и горошины - это отдельные сущности, и каждый из них, присутствуя отдельно, оказывает совершенно отчетливое и характерное воздействие на отдельную расческу, превращая ее в розу или горошину, в зависимости от обстоятельств. Но когда и то, и другое присутствует в одной и той же зиготе, их совместный эффект заключается в образовании гребня грецкого ореха, гребня, который совершенно отличается от любого из них и ни в каком смысле не является промежуточным между ними. Вопрос о влиянии факторов друг на друга не ставился перед Менделем, потому что он работал с признаками, которые влияли на различные части растения. Было маловероятно, что фактор, который привел к появлению окраски у цветка, повлияет на форму стручка, или что на высоту растения повлияет наличие или отсутствие фактора, который определяет форму зрелого семени. Но когда несколько факторов могут модифицировать одну и ту же структуру, разумно предположить, что они будут влиять друг на друга в том воздействии, которое их одновременное присутствие оказывает на зиготу. Сами по себе факторы гороха и розы вызывают определенную модификацию одного гребешка, но когда оба присутствуют в зиготе, будь то в виде однократной или двойной дозы, возникающая в результате модификация сильно отличается от модификации, производимой любым из них, когда они присутствуют по отдельности. Таким образом, мы приходим к концепции признаков, которые зависят в своем проявлении более чем от одного фактора в зиготе, и в настоящей главе мы можем рассмотреть некоторые из явлений, которые являются результатом такого взаимодействия между отдельными факторами.



Одним из наиболее интересных и поучительных примеров, в которых было продемонстрировано взаимодействие между отдельными факторами, является случай с душистым горошком. Все сорта белого душистого горошка сохраняют белизну. И вообще говоря, результатом скрещивания разных белых является получение ничего, кроме белых, будь то в F_1 или в последующих поколениях. Но есть определенные сорта белого душистого горошка, которые при скрещивании дают только окрашенные цветки. Цвет может быть разным в разных случаях, хотя для нашей настоящей цели мы можем взять случай, когда цвет красный. Когда таким красным растениям дают возможность самооплодотворяться обычным способом и высевают семена, получающееся поколение F_2 состоит из красных и белых, причем первых гораздо больше, чем последних, в соотношении 9 : 7. Выведение следующего поколения из семян этих растений F_2 показывает, что белые всегда размножаются в соответствии с белизной, но разные красные растения могут вести себя по-разному. Некоторые породы настоящие, другие дают красные и белые в соотношении 3 : 1, в то время как третьи, опять же, дают красные и белые в соотношении 9 : 7. Как и в случае с птичьими гребнями, этот случай можно интерпретировать с точки зрения наличия или



отсутствия двух факторов. Красный цвет душистого горошка является результатом взаимодействия двух факторов, и если они оба не присутствуют, красный цвет не может появиться. Каждый из белых родителей нес в себе один из двух факторов, взаимодействие которых необходимо для получения красного цвета, и поскольку скрещивание между ними объединяет эти два взаимодополняющих фактора, то все растения F_1 должны быть красными. Поскольку этот случай имеет большое значение для правильного понимания многого из того, что последует дальше, и поскольку он был полностью проработан, мы рассмотрим его несколько подробнее. Обозначив эти два цветовых фактора через A и B соответственно, мы можем продолжить проследивать последствия этого пересечения. Поскольку все растения F_1 были красными, строение родительских белков должно было быть $AAbb$ и $aaBB$ соответственно, а их гаметы, следовательно, Ab и aB . Следовательно, строение растений F_1 должно быть $AaBb$. Такое растение, будучи гетерозиготным по двум факторам, производит серию гамет четырех видов AB , Ab , aB , ab , и производит их в равных количествах (ср. стр. 36). Чтобы получить

AB AB	AB Ab	AB aB	AB ab
Ab AB	Ab Ab	Ab aB	Ab ab
aB AB	aB Ab	aB aB	aB ab
ab AB	ab Ab	ab aB	ab ab

различные типы зигот, которые образуются, когда такие

Рис. 7. Диаграмма, иллюстрирующая природу генерации F_2 от двух белых душистых горошин, которые дают цветную F_1 . Серия пыльцевых зерен встречается с аналогичной серией семязпочек, мы можем использовать ту же систему "шахматной доски", которую мы уже использовали в случае с двумя белыми душистыми горошинами. Изучение этого рисунка (рис. 7) показывает, что 9 из 16 квадратов содержат как A , так и B , в то время как 7 содержат либо A , либо B отдельно, либо ни то, ни другое. Другими словами, при таком взгляде на природу двух сортов белого душистого горошка мы должны в поколении F_2 искать появление цветных и белых цветков в соотношении 9: 7. И это, как мы уже видели, то, что на самом деле было обнаружено экспериментальным путем. Дальнейшее изучение рисунка показывает, что не все окрашенные растения имеют одинаковое строение, но бывают четырех видов в зависимости от их зиготического строения, а именно. $AABB$, $AABb$, $AaBB$ и $AaBb$. Поскольку $AABB$ гомозиготен как по A , так и по B , все гаметы, которые он производит, должны содержать оба этих фактора, и поэтому такое растение должно размножаться с сохранением красного цвета. Растение с конституцией $AABb$ является гомозиготным по фактору A , но гетерозиготным по B . Все его гаметы будут содержать A , но только половина из них будет содержать B , т.е. Он производит равное количество гамет AB и Ab . Две такие серии гамет,

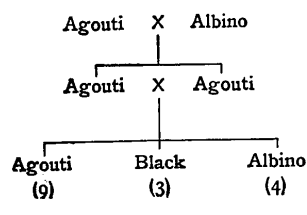
соединяясь, должны дать поколение, состоящее из $x AABV$, $2x AABv$ и $x AAbb$, то есть красных и белых зигот в соотношении 3:1. Наконец, красные зиготы строения $AaBb$, которые были получены из двух белых, и, следовательно, при скрещивании должны давать красных и белых в соотношении 9:7. Существование всех этих три сорта красного были продемонстрированы экспериментально, и пропорции, в которых они были соблюдены, соответствовали теоретическому объяснению.

Теория была дополнительно проверена путем изучения свойств различных белков F_2 , которые получают из цветного растения, которое само по себе было получено в результате скрещивания двух белков. Как показано на рис. 7, по своему строению они бывают пяти различных видов, а именно. $AAbb$, $AaBb$, $aaBB$, $aABb$ и $aabb$. Поскольку при самооплодотворении ни один из них не дает ничего, кроме белых плодов, было сочтено необходимым проверить их свойства другим способом, и был принят метод их совместного скрещивания. Очевидно, что когда это делается, мы должны ожидать разных результатов в разных случаях. Таким образом, скрещивание двух белых сортов конституции $AAbb$ и $aaBB$ не должно давать ничего, кроме окрашенных растений; поскольку эти два белых сорта имеют тот же состав, что и исходные два белых сорта, с которых начался эксперимент. С другой стороны, помесь белого цвета конституции $aabb$ и любого другого белого никогда не может дать ничего, кроме белого. Ибо ни одно белое растение не содержит одновременно A и B , иначе оно не было бы белым, а растение с конституцией $aabb$ не может обеспечить дополнительный фактор, необходимый для получения цвета. Опять же, два белых сорта конституции $Aabb$ и $aABb$ при скрещивании должны давать как цветные, так и белые цветки, причем последних в три раза больше, чем первых. Не вдаваясь в дальнейшие подробности, можно констатировать, что результаты длинной серии скрещиваний между различными белыми F_2 полностью соответствовали теоретическому объяснению.

Исходя из доказательств, предоставленных этим исчерпывающим набором экспериментов, невозможно удержаться от вывода, что появление цвета у душистого горошка зависит от взаимодействия двух факторов, которые независимо передаются в соответствии с обычной схемой менделевского наследования. Что это за факторы, до сих пор остается открытым вопросом. Недавние данные химической природы указывают на то, что окраска цветка обусловлена взаимодействием двух определяющих веществ: (1) бесцветного "хромогена", или основы цвета; и (2) фермента, который ведет себя как активатор хромогена и, вызывая некоторый процесс окисления, приводит к образованию окрашенного вещества. Но существуют ли эти два тела как таковые в половых клетках или в какой-то другой форме, у нас пока нет возможности решить.

После выяснения природы окраски душистого горошка явления аналогичного рода были отмечены и у других растений, в частности у подвоев, львиного зева и орхидей. Этот класс явлений также не ограничивается растениями. В ходе серии экспериментов с окраской оперения домашней птицы были получены указания на то, что различные белые породы не всегда обязаны своей белизне одной и той же причине. Соответственно, были произведены скрещивания белой шелковистой птицы и чистокровной белой линии, полученной от белого доркинга. Ранее было показано, что каждая из них ведет себя как простой рецессивный по окрасу. Когда их скрещивали, получались только полностью окрашенные птицы. По аналогии со случаем с душистым горошком предполагалось, что такие F_1 цветные птицы при совместном разведении дадут поколение F_2 , состоящее из цветных и белых птиц в соотношении 9 : 7, и когда был проведен эксперимент, это действительно подтвердилось. С ростом знаний, вероятно, будут обнаружены новые поразительные параллели такого рода между растительным и животным мирами.

Прежде чем оставить тему этих экспериментов, следует обратить внимание на тот факт, что соотношение 9 : 7 на самом деле является соотношением 9 : 3 : 3 : 1, в котором последние три члена неразличимы из-за особых обстоятельств, при которых ни один фактор не может произвести видимый эффект без сотрудничества другого. И мы можем далее подчеркнуть тот факт, что, хотя два фактора, таким образом, взаимодействуют друг с другом, они, тем не менее, передаются совершенно независимо и в соответствии с обычной менделевской схемой.



Одной из первых серий экспериментов, демонстрирующих взаимодействие отдельных факторов, была серия экспериментов, проведенных французским зоологом Куэно над окрасом шерсти мышей. Было показано, что в определенных случаях агути, окрас обычной дикой серой мыши, ведет себя как доминант для разновидности альбиносов, *т.е.* поколение F_2 от такого скрещивания состоит из агути и альбиносов в соотношении 3 : 1. Но в других случаях скрещивание альбиноса и агути дало другой результат. В поколении F_1 , как и прежде, появились только агути, но поколение F_2 состояло из трех различных типов, а именно. агути, альбиносы, и *чернокожие*. Откуда внезапное появление нового типа? Ответ прост. Родитель-альбинос на самом деле был черным. Но ему не хватало фактора, без которого окрас не может развиваться, и, следовательно, он остался альбиносом. Если мы обозначим этот фактор через C , то конституция альбиноса должна быть cc , в то время как конституция окрашенного животного может быть CC или Cc , в зависимости от того, соответствует ли оно окрасу или может отбрасывать альбиносов. Ранее было известно, что агути является простой доминантой черного цвета, *т.е.* агути - это черный кролик плюс дополнительный фактор поседения, который превращает черный цвет в агути. Этот коэффициент мы будем обозначать через G , а для коэффициента черного будем использовать B . Следовательно, наших первоначальных родителей-агути и альбиносов мы можем рассматривать как по конституции $GGCCBB$ и $ggccbb$ соответственно. Оба родителя гомозиготны по черному цвету. Гаметы, произведенные двумя родителями, - это GCB и gcb , а конституция животных F_1 должна быть $GgCcBb$. Будучи гетерозиготными по двум факторам, они будут производить четыре вида гамет в равном количестве, а именно. GCB , GcB , gCB и gcb . Результаты спаривания двух таких похожих серий гамет при совместном разведении F_1 животных мы можем определить обычным методом "шахматной доски" (рис. 8). Из 16 квадратов 9 содержат как C , так и G в дополнение к B . Такими животными должны быть агути. Три квадрата содержат C , но не G . Такие животные должны быть окрашены, но поскольку они не содержат модифицирующего фактора агути, их цвет будет черным. Остальные четыре квадрата не содержат C , и в отсутствие этого фактора, определяющего окраску, все они должны быть альбиносами. Теория требует, чтобы три класса агути, черный и альбинос появлялись в F_2 в соотношении 9 : 3 : 4; эксперимент показал, что это единственные классы, которые появляются, и что пропорции, в которых они производятся, полностью соответствуют теоретическим ожиданиям. Затем кратко объясните, что такое

GCB GCB Agouti	GcB GcB Agouti	gCB gCB Agouti	gcb gcb Agouti
GcB GCB Agouti	GcB GcB Albino	GcB gCB Agouti	GcB gcb Albino
gCB GcB Agouti	gCB GcB Agouti	gCB gCB BLACK	gCB gcb BLACK
gcb GcB Agouti	gcb GcB Albino	gcb gCB BLACK	gcb gcb Albino

Рис.

Диаграмма, иллюстрирующая природу поколения F_2 , которое может возникнуть в результате спаривания агути с альбиносом у мышей или кроликов. В данном случае все животные черные, и мы имеем дело с присутствием и отсутствием двух факторов: проявителя цвета (C) и модификатора цвета (G), которые действуют, так сказать, на черный субстрат. Поколение F_2 на самом деле состоит из четырех классов агути, черных, альбиносов-агути и чернокожих альбиносов в соотношении $9 : 3 : 3 : 1$. Но поскольку в отсутствие проявителя цвета C модификатор цвета G не может дать видимого результата, последние два класса в соотношении неразличимы, и наше поколение F_2 состоит из трех классов в соотношении $9 : 3 : 4$, вместо четырех классов в соотношении $9 : 3 : 3 : 1$. Это объяснение было дополнительно проверено в ходе экспериментов с альбиносами. В семействе F_2 такого рода должно быть три вида, а именно. альбиносы, гомозиготные по G ($GGccBB$), альбиносы, гетерозиготные по G ($GgccBB$) и альбиносы без G ($ggccBB$). Эти альбиносы как бы подобны фотографическим пластинкам, выставленным напоказ, но не проявленным. Их потенциальные возможности могут быть совершенно разными, хотя все они выглядят одинаково, но это можно проверить, только обработав их цветным проявителем. В случае с мышами и кроликами потенциальность, которую мы хотим протестировать, заключается в наличии или отсутствии фактора G , и для получения окраски мы должны ввести фактор C . Следовательно, наш проявитель должен содержать C , но не G . Другими словами, это должна быть гомозиготная черная мышь или кролик, $ggCCBB$. Поскольку такое животное чисто по C , оно должно при скрещивании с любым из альбиносов производить только окрашенное потомство. И поскольку он не содержит G , появление агути среди его потомства следует отнести к наличию G у альбиносов. Протестированные таким образом F_2 альбиносы, как и ожидалось, оказались трех видов: (1) те, которые давали только агути, *т.е.* которые были гомозиготными по G ; (2) те, которые давали агути и черных примерно в равных количествах, *т.е.* которые были гетерозиготными по G ; и (3) те, которые давали только черных и, следовательно, не содержали G .

Хотя альбиносы, будь то мыши, кролики, крысы или другие животные, размножаются с истинным альбинизмом, и хотя альбинизм проявляется как простое рецессивное свойство к окрасу, все же альбиносы могут быть самых разных видов. На самом деле существует столько же видов альбиносов, сколько и цветных форм — ни больше, ни меньше. И все эти различные виды альбиносов могут размножаться вместе, передавая различные факторы окраски в соответствии с менделевской схемой наследования, и все же видимым результатом будут не что иное, как альбиносы. Под маской альбинизма все это время происходит разделение различных факторов окраски, которое привело бы ко всем разнообразиям окрашенных форм, если бы только присутствовал существенный фактор для развития окраски. Но внесите проявитель путем скрещивания с чистокровной формой, и тогда разнообразие их строения, наконец, проявится.

До сих пор мы имели дело со случаями, в которых формирование персонажа зависит от взаимодействия двух факторов. Но может случиться так, что некоторые признаки требуют одновременного присутствия большего числа факторов для своего проявления, и эксперименты мисс Сондерс показали, что у акций есть характер, который не может проявиться иначе, как через взаимодействие трех различных факторов. Окрашенные подвои могут быть либо седыми, с листьями и стеблем, покрытыми мелкими волосками, либо у них может отсутствовать волосистый покров, и в этом случае их называют голыми. Охриплость доминирует над голозеленостью; иными словами, существует определенный фактор, который при ее наличии может превратить голозеленое растение в сизое. Но в семействах, где встречаются цветные и белые подвои, белые всегда голые, в то время как

окрашенные растения могут быть седыми, а могут и не быть. Доказано, что цвет бульона, как и душистого горошка, зависит от взаимодействия двух отдельных факторов. Следовательно, седина зависит от трех отдельных факторов, и порода не может быть серой, если она не содержит фактор седины в дополнение к двум цветовым факторам. Требуется наличие всех этих трех факторов, чтобы создать седой характер, хотя как это происходит, мы в настоящее время не имеем ни малейшего представления.

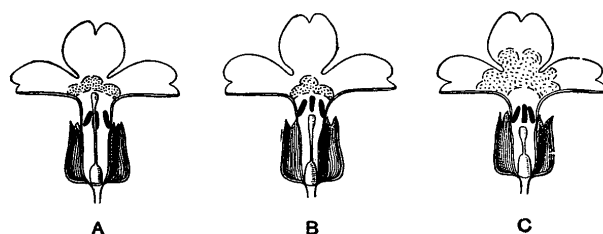


Рис. 9.

Срезы цветков примулы. Пыльники показаны черным цветом. А, форма "булавки" с длинным почерком и низко посаженными пыльниками; Б, форма "трэма" с коротким почерком и высоко посаженными пыльниками; В, форма гомостиля с низко посаженными пыльниками, как у "булавки", но с коротким почерком. Эта форма встречается только с большим глазом.

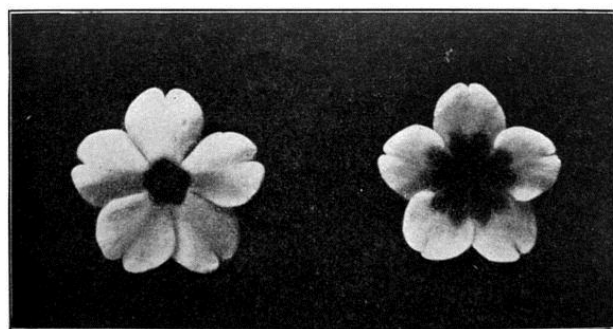
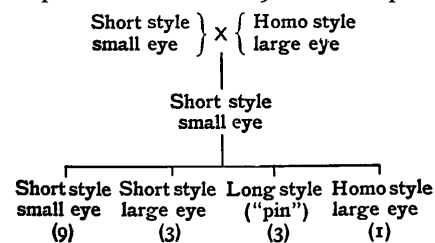


Рис. 10.

Два цветка примулы, показывающие размер маленького и большого глазка.

Несколько иную и менее обычную форму взаимодействия между факторами можно проиллюстрировать на примере примулы, недавно разработанной Бейтсоном и Грегори. Как и обыкновенная примула, у примулы есть как остроглазые, так и остроглазые разновидности. У первого вида початок длинный, а центр глазка образован концом рыльца, которое более или менее закрывает отверстие венчика (см. рис. 9, А); у второго початок короткий и скрыт четырьмя пыльниками, которые отходят от верхней части венчика и образуют центр глазка (см. рис. 9, Б). Большая часть "глазка" образована зеленовато-желтыми пятнами на каждом лепестке как раз у отверстия венчика. У большинства примул глазок маленький, но есть и такие, у которых он большой и распространяется в виде прилива на значительную часть лепестков (рис. 10). Эксперименты показали, что эти две пары символов ведут себя в простой менделевской манере: короткий стиль (= "треньканье") доминирует над длинным стилем (= "булавка"), а маленький глаз доминирует над большим. Помимо обычных длинных и коротких стилизованных форм, встречается третья форма, которая была названа гомостилем. В этой форме пыльники расположены низко в трубке венчика, как и в удлиненной форме, но венчик остается коротким, вместо того чтобы доставать до отверстия венчика (рис. 9, В). В ходе своих экспериментов Бейтсон и Грегори скрестили крупноглазое гомостильное растение с мелкоглазым трумом (=

короткий стиль). Все растения F_1 были низкорослыми, с маленькими глазками.



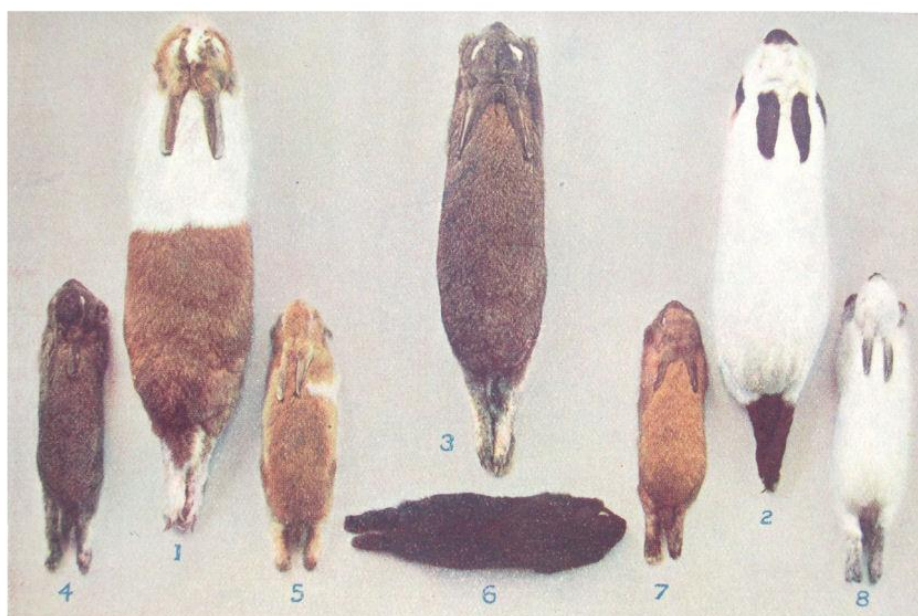
При самооплодотворении они дали поколение F_2 , состоящее из четырех типов, а именно. короткошерстные с маленькими глазами, короткошерстные с большими глазами, *длинношерстные* с маленькими глазами и *гомостайлинговые* с большими глазами. Примечательной особенностью этого поколения является появление длинношерстных растений, которые, однако, встречаются только в сочетании с маленьким глазком. Пропорции, в которых появились эти четыре типа, показывают, что речь идет о наличии или отсутствии всего двух факторов, и в то же время дают ключ к природе гомостилированных растений. Они потенциально длиннолистные, и расположение пыльников такое же, как у обычных длиннолистных растений, но из-за некоторого взаимодействия между факторами сам стебель не может достичь своего полного развития, если не присутствует фактор маленького глазка. По этой причине длиннолистные растения с большим глазком всегда имеют гомостильную форму. Каким может быть связующее звено между этими, казалось бы, не связанными структурами, мы пока не можем себе представить, так же как не можем представить связь между окраской цветка и волосатостью подвоев. Очевидно, однако, что концепция взаимодействия факторов, помимо прояснения многого парадоксального в наследственности, обещает указать направления исследований, которые могут привести к ценному расширению наших знаний о том, как различные части живого организма связаны друг с другом.

ГЛАВА VI

ВОЗВРАТ

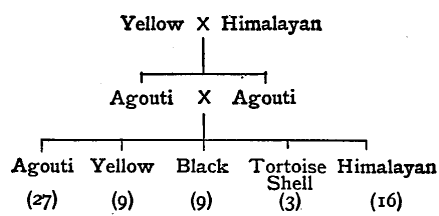
Как только была понята идея о том, что признаки растений и животных могут быть обусловлены взаимодействием взаимодополняющих факторов, стало очевидно, что это проливает ясный свет на доселе загадочный феномен реверсии. Мы уже видели, что в некоторых случаях помесь черной мыши или кролика с альбиносом, каждый из которых принадлежит к истинно селекционным линиям, может не давать ничего, кроме агути. Другими словами, скрещивание черного и белого в определенных случаях приводит к полному возврату к дикой серой форме. Выражаясь менделевскими терминами, образование агути было необходимым следствием встречи факторов C и G в одной и той же зиготе. Как только они будут сведены воедино, независимо от того, каким способом, неизбежно произойдет реверсия. Следовательно, реверсию в таких случаях мы можем рассматривать как объединение взаимодополняющих факторов, которые каким-то образом в ходе эволюции оказались отделенными друг от друга. В простейших случаях, таких как случай с черным и белым кроликами, учитываются только два фактора, и один из них передается от каждого из двух родителей. Но в других случаях природа возврата может быть более сложной из-за большего числа затрагиваемых факторов, хотя общий принцип остается тем же. Тщательное выведение на основе реверсий позволит нам в каждом

конкретном случае определить количество и природу соответствующих факторов, и в качестве иллюстрации этого мы можем взять другой пример с кроликами. Гималайский кролик - хорошо известная порода. По внешнему виду это белый кролик с розовыми глазами, но уши, лапы и нос черные (рис. I., 2). Голландский кролик - еще одна хорошо известная порода. Вообще говоря, передняя часть тела белая, а задняя часть окрашенная. Спереди, однако, глаза окружены цветными пятнами, простирающимися до ушей, которые полностью окрашены. В то же время задние лапы белые (см. рис. I., 1). Голландские кролики бывают разных окрасов, хотя в каждом из них распределение цвета и белизны демонстрирует одинаковые соотношения. В экспериментах, которые будут описаны ниже, желтого голландского кролика скрещивали с гималайской. Результатом стал возврат к цвету дикого агути (Рис. I., 3). У некоторых особей F₁ были белые пятна, в то время как другие были одноцветными. При скрещивании от животных F₁ серия окрашенных форм привела к F₂. Это были агути, черные, желтые и закопченно-желтые, так называемые панцири фантазийной черепахи (Стр. I., 4-7).



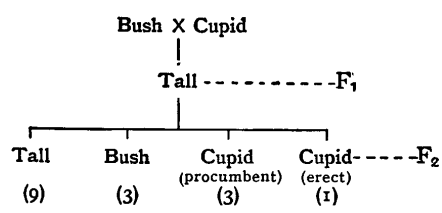
ТАБЛИЧКА I.

1, Желтый голландский кролик; 2, Гималайский; 3, Агути (= серый) F₁ реверсия; 4-8, F₂ типа, а именно: 4, Агути; 5, Желтый; 6, Черный; 7, Черепаховый; 8, Гималайский.



В дополнение к ним появились гималайцы либо с черными точками, либо с более светлыми коричневатыми, и пропорции, в которых они находились, показывали, что гималайский признак был простым рецессивным. Определенное количество цветных форм в большей или меньшей степени демонстрировало голландскую маркировку, но поскольку ее

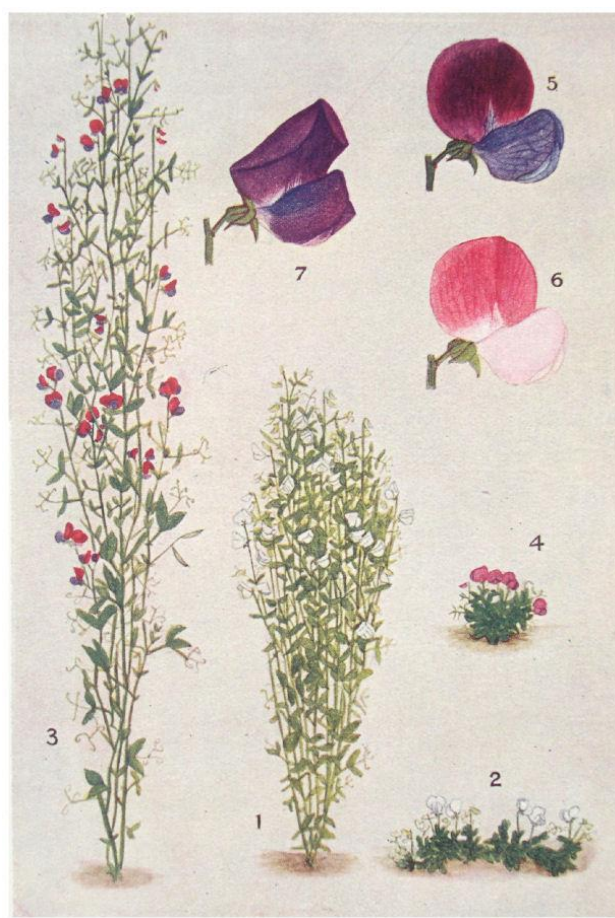
наследование в этой серии экспериментов сложно и еще не разработано, мы можем пока пренебречь ею и ограничить наше внимание цветными типами и гималаями. Пропорция, в которой четыре цветных типа появились в F_2 , составила почти 9 агути, 3 черных, 3 желтых и 1 черепаховый. Очевидно, что здесь мы имеем дело с двумя факторами: (1) серый фактор (G), который превращает черный цвет в агути, или черепаховый панцирь в желтый; и (2) усиливающий фактор (I), который усиливает желтый цвет в агути, а черепаховый панцирь в черный. Здесь можно упомянуть, что другие эксперименты подтвердили мнение о том, что желтый кролик - это разбавленный агути, а черепаховый - разбавленный черный. Гималайский рисунок ведет себя как рецессивный по отношению к одноцветному. Это одноцветный черный кролик, у которого отсутствует фактор, позволяющий окрасу развиваться, за исключением точек. Этот фактор мы можем обозначить через X , и, насколько это касается гималаев, по конституции они xx . Гималайский содержит усиливающий фактор, поскольку пигмент, содержащийся в точках, является полноцветным. В то же время он черный, т.е. ему не хватает фактора G . Следовательно, в отношении этих трех факторов конституция гималайцев - $ggllxx$. Последний символ, который мы должны рассмотреть в этом перекрестии, - это голландский символ. Херст обнаружил, что он ведет себя как рецессивный по отношению к одноцветному кролику (S), и для нашей настоящей цели мы будем рассматривать его как отличающегося от одноцветного кролика отсутствием этого фактора.^[3] Гималайский тигр на самом деле является одноцветным животным, которое, однако, не может показать себя полностью черным из-за отсутствия у него фактора X . Результаты селекционных экспериментов позволяют предположить, что гималайскую породу мы можем обозначить формулой $ggllxxSS$, а желтую голландскую - $GGiiXXss$. В каждом из них отсутствуют два фактора, от полного сочетания которых зависит цвет агути. При их скрещивании полная серия $GIXS$ вводится в одну и ту же зиготу, и результатом является возврат к окрасу дикого кролика.



Большинство рассмотренных примеров реверсии связаны с цветовыми признаками. Однако душистый горошек дает нам хороший пример реверсии структурных признаков. Карликовый сорт, известный как "Купидон", широко выращивался в течение нескольких лет. У этих маленьких растений междоузлия очень короткие, а стебли немногочисленны и достигают в длину всего 9-10 дюймов. По мере роста они расходятся друг от друга и распростертыми ложатся на землю (Рис. II, 2). Достаточно любопытно, что, хотя все растение в целом низкоросло в других отношениях, это, по-видимому, не влияет на размер цветка, который соответствует размеру обычного душистого горошка. Другой, хотя и менее известный сорт - душистый горошек "Буш". Его название происходит от привычки к росту. Многочисленные стебли не расходятся друг от друга, но все растут бок о бок, придавая растению вид компактного куста (Рис. II, 1). В обычных условиях он достигает высоты 3-4 футов. Было произведено несколько скрещиваний сортов Буш и Купидон с несколько неожиданным результатом, заключавшимся в том, что в каждом случае растения F_1 полностью возвращались к размерам и повадкам душистого горошка обыкновенного высокого (Рис. II, 3), который является формой дикорастущего растения, встречающегося сегодня на Сицилии. Поколение F_2 на основе этих реверсивных показателей состояло из

четырех различных типов, а именно. деревья, кустарники, амуры лежачего типа, подобные первоначальному родительскому Амуру, и Амуры с компактным прямостоячим кустарником (Рис. II., 4). Эти четыре типа появились в соотношении 9 : 3 : 3 : 1, и это, конечно, дало ключ к разгадке сути дела. Соответствующими признаками являются (1) длинное междоузлие стебля между листьями, которое является доминирующим по сравнению с коротким междоузлием, и (2) стелющийся лежачий вид, который является доминирующим по сравнению с прямостоячим кустовидным видом. Из этих признаков длина междоузлия была передана Кустом, а лежачий габитус - первоначальным родителем Купидоном. Объединение их вместе путем скрещивания привело к лежачему растению с длинными междоузлиями. Это обыкновенный высокорослый душистый горошек дикого сицилийского типа, реверсия которого здесь, опять же, обусловлена объединением двух взаимодополняющих факторов, которые каким-то образом разделились в ходе эволюции.

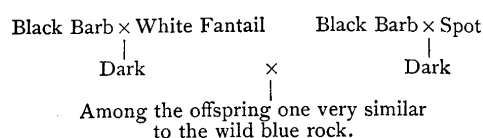
Против такой интерпретации можно возразить, что душистый горошек обыкновенный - растение прямостоячее. Это, однако, неверно. Это только кажется таковым, потому что обычный способ его выращивания заключается в том, чтобы приучить его к палочкам. На самом деле это полегающий вид с расходящимися стеблями, как у обыкновенного амура, факт, который может легко заметить любой, кто будет наблюдать за их ростом без искусственной помощи подготовленных опор.



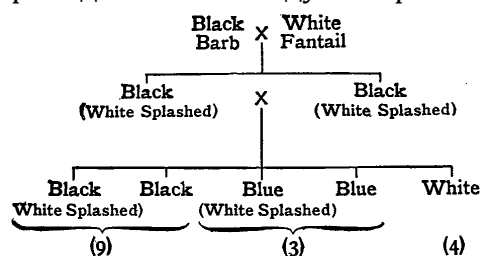
Табличка II.

- 1, Кустовой душистый горошек; 2, Купидон Душистый горошек; 3, F₁ реверсивный Высокий; 4, Прямостоячий Купидон Душистый горошек; 5, Пурпурный Непобедимый; 6, Раскрашенная леда; 7, герцог Вестминстерский (штангарт с капюшоном).

Случаи реверсии, с которыми мы до сих пор имели дело, были случаями, в которых реверсия происходит непосредственно в результате скрещивания, *т.е.* в поколении F₁. Возможно, это самый распространенный способ возврата, но известны случаи, когда возврат, возникающий при пересечении двух чистых типов, не появляется до поколения F₂. Подобный случай мы уже встречали в птичьих сотах. Следует помнить, что скрещивание *pure pea* и *pure rose* дало гребни орехового цвета в F₁ поколении, в то время как в поколении F₂ появилась определенная пропорция, 1 к 16, одиночных гребней (ср. стр. 32). В настоящее время одиночный гребень - это форма, которая встречается у дикой лесной птицы, которая обычно считается предком домашних пород. Если это так, то мы имеем случай реверсии в F₂; и это при *отсутствии* двух факторов, объединенных родителями-гребешками роз и горошинами. Вместо того чтобы реверсия была вызвана объединением двух взаимодополняющих факторов, мы должны рассматривать ее здесь как результат объединения двух взаимодополняющих отсутствий. Однако к этому вопросу мы вернемся позже при обсуждении происхождения одомашненных разновидностей.



Есть еще один пример реверсии, на который мы должны сослаться. Это известный случай Дарвина о случайном появлении голубей, возвращающихся к дикой голубой породе (*Columba livia*), когда некоторые одомашненные расы скрещиваются друг с другом.^[4] Как хорошо известно, Дарвин использовал это как аргумент в пользу того, чтобы считать, что все одомашненные разновидности произошли от одного и того же дикого вида. Первоначальный эксперимент несколько сложен и показан на прилагаемой схеме. По сути, он заключался в следовании результатам скрещивания черных и белых. Эксперименты, недавно проведенные Стейплз-Брауном, показали, что этот случай реверсии также можно легко интерпретировать в терминах Менделя. В этих экспериментах скрещивание проводилось между черными шипами и белыми веерообразными хвостами.



Все птицы F₁ были черными с небольшими белыми вкраплениями, очевидно, из-за отдельного фактора, привнесенного веерохвостом. При совместном скрещивании этих черных они дали поколение F₂, состоящее из черных (с белыми вкраплениями или без них), голубых (с белыми вкраплениями или без них) и белых в соотношении 9 : 3 : 4. Рассматриваемыми факторами являются окрас (C), при отсутствии которого птица белая, и модификатор черного (B), при отсутствии которого окрашенная птица синяя. Оригинальный black barb содержал оба этих фактора, находясь в конституции

CCBB. Хвост, однако, не содержал ни того, ни другого и по конституции был *ccbb*. Птицы F_1 , полученные путем скрещивания, имели конституцию *CcBb* и, будучи гетерозиготными по двум факторам, производили в равных количествах четыре вида гамет *CB*, *Cb*, *cB*, *cb*. Результаты объединения двух таких серий гамет показаны обычным способом на рис. 11. Голубая - это птица, содержащая фактор окраски, но лишенная модификатора черного, т.е. Конституции *CCbb* или *Ccbb*, и такие птицы, как показано на рисунке, появляются в поколении F_2 в среднем три раза из шестнадцати. Реверсия здесь происходит при F_2 , когда перераспределение факторов приводит к образованию зигот, содержащих один из двух факторов, но не другой.

$\begin{smallmatrix} CB \\ CB \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} CB \\ Cb \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} CB \\ cB \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} CB \\ cb \end{smallmatrix}$
BLACK	BLACK	BLACK	BLACK
$\begin{smallmatrix} Cb \\ CB \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} Cb \\ Cb \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} Cb \\ cB \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} Cb \\ cb \end{smallmatrix}$
BLACK	Blue	BLACK	Blue
$\begin{smallmatrix} cB \\ CB \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} cB \\ Cb \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} cB \\ cB \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} cB \\ cb \end{smallmatrix}$
BLACK	BLACK		
$\begin{smallmatrix} cb \\ CB \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} cb \\ Cb \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} cb \\ cB \end{smallmatrix}$	$\begin{smallmatrix} cb \\ cb \end{smallmatrix}$
BLACK	Blue		

Рис. 11.

Диаграмма, иллюстрирующая появление реверсивного синего голубя в F_2 от скрещивания черного с белым.

ГЛАВА VII

ДОМИНИРОВАНИЕ

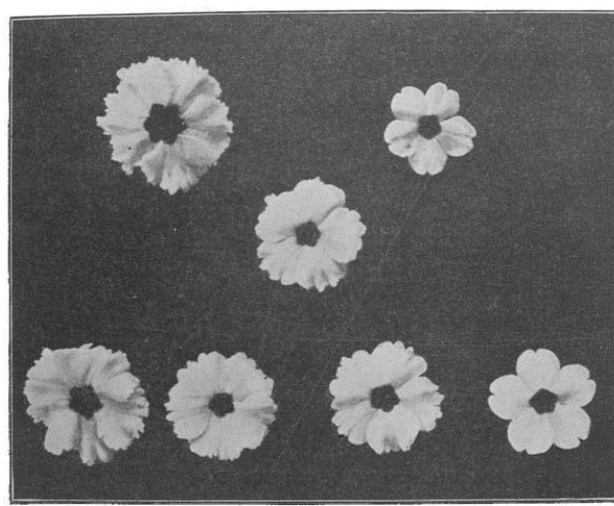
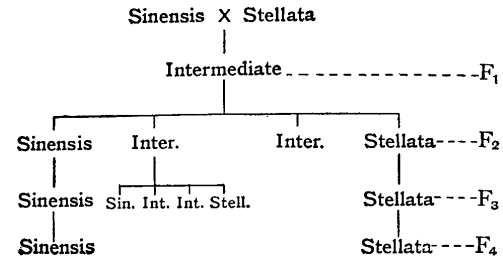
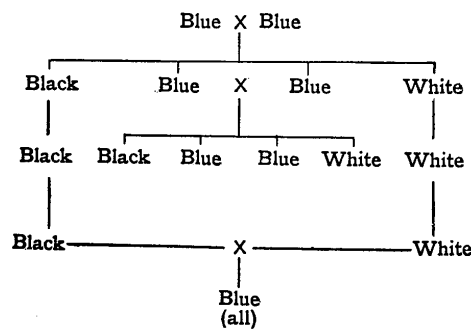


Рис. 12.

Примула распускается, чтобы проиллюстрировать промежуточную природу цветка F_1 при скрещивании *sinensis* с *звездчаткой*.



В случаях, которые мы до сих пор рассматривали, присутствие фактора оказывает свое полное действие независимо от того, вносится ли он обеими гаметам, которые идут на формирование зиготы, или только одной из них. Гетерозиготную высокорослую горошинку или гетерозиготную розовочешуйчатую птицу невозможно отличить от гомозиготной формы простым осмотром, каким бы тщательным он ни был. Только селекционные тесты могут решить, какая форма является гетерозиготной, а какая гомозиготной. Хотя это верно для большинства изученных признаков, известны случаи, когда гетерозиготная форма отличается по внешнему виду от любого из родителей. Среди растений такой случай был встречен у *primula*. Примула обыкновенная китайская (*P. sinensis*) (рис. 12) имеет крупные, довольно волнистые лепестки, сильно зазубренные по краям. У звездчатой примулы (*P. stellata*) цветки намного меньше, а лепестки плоские и представляют собой лишь концевую выемку вместо многочисленных зубцов, как у *P. sinensis*. Гетерозигота, полученная в результате скрещивания этих форм, является промежуточной по размеру и внешнему виду. При самоопылении такие растения ведут себя простым менделевским образом, давая поколение, состоящее из *sinensis*, промежуточных продуктов и *stellata* в соотношении 1 : 2 : 1. Последующее выведение из этих растений показало, что и *sinensis*, и *stellata*, появившиеся в поколении F₂, в то время как промежуточные продукты всегда давали все три формы снова в той же пропорции. Но хотя в подобном случае нет доминирования характера ни одного из родителей, вряд ли можно найти лучшую иллюстрацию менделевского принципа сегрегации.



Среди птиц похожим случаем является голубая андалузская птица. Любители давно осознали сложность выведения этой разновидности для полноценного разведения. Сам по себе сланцевато-синего цвета, с более темным оперением и черной шнуровкой на перьях груди, он всегда выбрасывает "отходы" двух видов, а именно: черные и белые, забрызганные черным. Тщательное выведение из блюза показывает, что все три сорта всегда получаются в одних и тех же определенных пропорциях, а именно: один черный, два синих и один вкрапленный белый. Это сразу наводит на мысль, что черная и белая с

пятнами - две гомозиготные формы, и что голубые гетерозиготны, *т.е.*, производящие равное количество "черных" и "белых с пятнами" гамет. Вид был протестирован путем совместного разведения "расточителей" — черного с черным и белоснежного с белоснежным — и было обнаружено, что каждый из них соответствует своему типу. Но когда черное и разбрызганное белое были скрещены, они, как и ожидалось, не дали ничего, кроме синего. Другими словами, мы имеем кажущийся парадоксом тот факт, что черное и разбрызганное белое производят в два раза больше голубых, чем синие, скрещенные вместе. Черные и пестро-белые "расточители" на самом деле являются чистокровными породами, в то время как "чистокровный" голубой андалузец - это дворняга, которую никакая селекция никогда не сможет исправить.

В таких случаях, как этот, очевидно, что мы не можем говорить о доминировании. И с исчезновением этого явления мы теряем один критерий для определения того, какая из двух родительских форм обладает дополнительным фактором. Должны ли мы, например, рассматривать черную андалузскую птицу как пестро-белую, к которой была добавлена двойная доза фактора, усиливающего окраску, или же мы должны рассматривать белую пеструю птицу как черную, которая неспособна показать свою истинную пигментацию из-за наличия какого-либо ингибирующего фактора, препятствующего проявлению черного цвета? Любая интерпретация одинаково хорошо соответствует фактам, и до тех пор, пока не будут разработаны и проведены дальнейшие эксперименты, невозможно решить, какая точка зрения правильная.

Помимо этих сравнительно редких случаев, когда нельзя сказать, что гетерозигота имеет большее сходство с одним родителем, чем с другим, есть случаи, в которых часто можно провести видимое различие между гетерозиготой и чистым доминантом. Существуют определенные белые породы домашней птицы, в частности Белый леггорн, у которых белый цвет является доминирующим по отношению к окрасу. Но гетерозиготные белые, полученные путем скрещивания доминирующих белых птиц с чистокровной формой (такой как Коричневый леггорн), почти неизменно имеют несколько цветных перьев или "клещей" в оперении. Доминирование белого не совсем полное и позволяет отличить чистого доминанта от нечистого, не прибегая к селекционным экспериментам.

CI CI	CI ci	CI ci	CI ci
ci CI	ci ci	ci ci	ci ci
ci CI	ci ci	ci ci	ci ci
ci CI	ci ci	ci ci	ci ci

Рис. 13.

Диаграмма, иллюстрирующая природу поколения F₂ от скрещивания доминантной белой и рецессивной белых кур.

Этот случай с доминирующей белой курицей открывает еще одну интересную проблему, связанную с доминированием. Принимая гипотезу "Наличия и отсутствия", мы придерживаемся мнения, что доминантная форма обладает дополнительным фактором по сравнению с рецессивной. Естественный способ взглянуть на этот случай с домашней

птицей - рассматривать белый цвет как отсутствие цвета. Но если бы это было так, цвет должен был доминировать над белым, что не так. Следовательно, мы вынуждены предположить, что отсутствие окраски в данном случае обусловлено присутствием фактора, свойство которого заключается в подавлении выработки окраски у того, что в противном случае было бы чисто окрашенной птицей. На этом виде доминирующей белой курицей является окрашенная птица плюс фактор, препятствующий развитию окраски. Этот вид можно проверить экспериментально. Мы уже видели, что существуют другие белые птицы, у которых белый цвет является рецессивным по отношению к окраске, и что белизна таких птиц обусловлена тем фактом, что у них отсутствует фактор для развития окраски. Если мы обозначим этот фактор через *C*, а наш постулируемый фактор-ингибитор у доминантной белой птицы через *I*, то мы должны записать конституцию рецессивной белой птицы как *ccii*, а доминантной белой - как *CCII*. Теперь мы можем рассчитать результаты, которые мы должны получить при скрещивании этих двух чистокровных белых пород. Телосложение птицы F_1 должно быть *CcIi*. Такие птицы, гетерозиготные по ингибирующему фактору, должны быть белыми с некоторыми цветными "клещами". Будучи гетерозиготными по обоим из двух факторов *C* и *I*, они будут производить в равных количествах четыре различных типа гамет *CI*, *CI*, *ci*, *ci*. Результат объединения двух таких похожих серий гамет показан на рис. 13. Из шестнадцати квадратов двенадцать содержат *I*; это будут белые птицы либо с несколькими цветными галочками, либо без них. Три содержат *C*, но не *I*: это должны быть цветные птицы. Один не содержит ни *C*, ни *I*; это должен быть белый цвет. Следовательно, в результате такого спаривания мы должны были бы получить как белых, так и цветных птиц в соотношении 13: 3. Было обнаружено, что результаты, полученные таким образом теоретически, согласуются с фактическими данными эксперимента. В поколении F_1 все птицы были "помечены" белыми, а в поколении F_2 появились белые и цветные птицы в ожидаемом соотношении. Таким образом, кажется, нет особых оснований сомневаться в том, что доминирующий белый цвет является окраской птицы, у которой отсутствие окраски обусловлено действием фактора, подавляющего окраску, хотя относительно природы этого фактора мы в настоящее время не можем делать никаких предположений. Вполне вероятно, что другие факты, которые на первый взгляд кажутся не согласующимися с гипотезой "Наличия и отсутствия", в конечном итоге будут приведены в соответствие под действием ингибирующих факторов. Таким случаем, например, является случай бородатых и безбородых пшениц. Хотя борода, очевидно, является дополнительным признаком, бородатое состояние является рецессивным по отношению к безбородости. Вероятно, нам следует рассматривать безбородку как бородатую пшеницу, в которой есть ингибитор, останавливающий рост бороды. Не исключено, что со временем мы обнаружим еще много подобных случаев действия факторов-ингибиторов, и мы должны быть готовы обнаружить, что тот же видимый эффект может быть вызван либо добавлением, либо отсутствием какого-либо фактора. Доминантная и рецессивная белая домашняя птица неотличимы по внешнему виду. Тем не менее, одна содержит на фактор больше, а другая на фактор меньше, чем цветная птица.

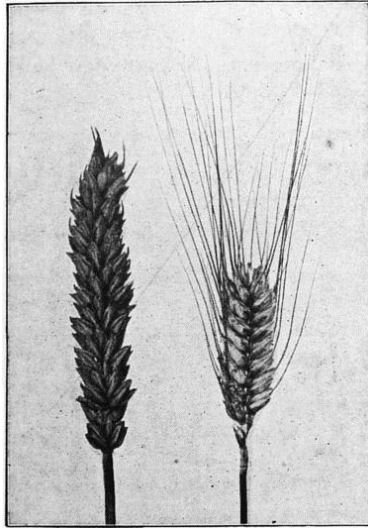


Рис. 14.

Колосья безбородой и бородатой пшеницы. Состояние безбородости является доминирующим для бородатых.

В нескольких случаях было исследовано явление, иногда называемое неравномерностью доминирования. У некоторых пород домашней птицы, таких как доркинги, имеется дополнительный палец, направленный назад, наподобие hallux (см. рис. 15). В некоторых семьях этот персонаж ведет себя как обычный доминант по отношению к нормальному, давая ожидаемое соотношение 3 : 1 в F_2 . Но в других семьях, выведенных аналогичным образом, пропорции птиц с дополнительным пальцем ноги и без него кажутся необычными. Было показано, что в таком семействе некоторые птицы без дополнительного пальца ноги, тем не менее, могут передавать эту особенность при спаривании с птицами, принадлежащими к породам, у которых дополнительный палец ноги никогда не встречается. Хотя внешний вид птицы обычно дает некоторое представление о природе гамет, которые она вынашивает, это не всегда так. Тем не менее у нас есть основания предполагать, что признак проявляется в половых клетках, хотя их природу не всегда можно определить по внешнему виду птицы, которая их вынашивает.

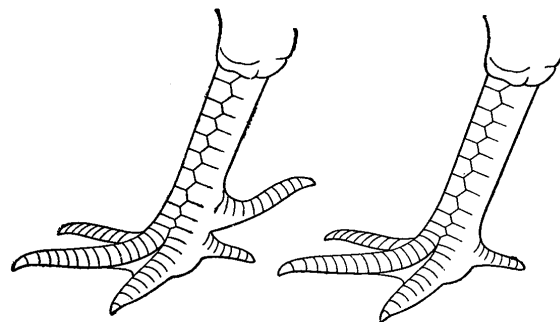


Рис. 15.

Птичьи лапки. Справа нормальная, а слева с дополнительным носком.

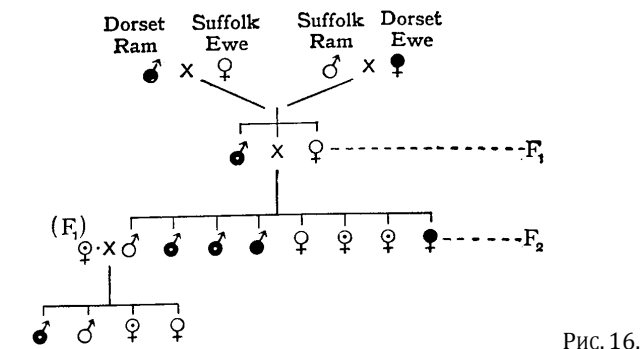


Рис. 16.

Схема, иллюстрирующая наследование рогов у овец. Гетерозиготные самцы показаны темными с белым пятном, гетерозиготные самки светлыми с темным пятном в центре.

Известны случаи, когда было показано, что очевидная неравномерность доминирования зависит от другого признака, как, например, в экспериментах с овцами, проведенных профессором Вудом. В ходе этих экспериментов были скрещены две породы, из которых одна, дорсетская, имеет рога у обоих полов, в то время как другая, саффолкская, не имеет рогов ни у того, ни у другого пола. Каким бы способом ни производилось скрещивание, получившееся поколение F_1 было одинаковым; бараны были рогатыми, а овцы - безрогими. В поколении F_2 , выросшем от этих животных F_1 , как рогатые, так и безрогие типы появились у обоих полов, но в совершенно разных пропорциях. В то время как рогатых баранов было примерно в три раза больше, чем безрогих, среди самок это соотношение было обратным, у которых рогатые составляли лишь около четверти от общего числа. Самое простое объяснение этого интересного случая состоит в предположении, что доминирование рогатого признака зависит от пола животного — что он доминантен у самца, но рецессивен у самки. Для проверки этой точки зрения был проведен симпатичный эксперимент. Если это правда, у овцематок F_1 должно быть одинаковое количество гамет с рогатым фактором и без него, в то время как фактор должен отсутствовать во всех гаметах безрогих баранов F_2 . Таким образом, безрогий баран, подсаженный в стадо овцематок F_1 , должен дать начало равному количеству зигот, гетерозиготных по рогатому признаку, и зигот, у которых он полностью отсутствует. А поскольку гетерозиготные самцы рогатые, в то время как гетерозиготные самки безрогие, мы должны ожидать от этого спаривания равного количества рогатых и безрогих баранов, но только безрогих овцематок. Результат эксперимента подтвердил это ожидание. Из ягнят-баранов 9 были рогатыми, а 8 - безрогими, в то время как у всех 11 ягнят-овец полностью отсутствовали рога.



Табличка III.

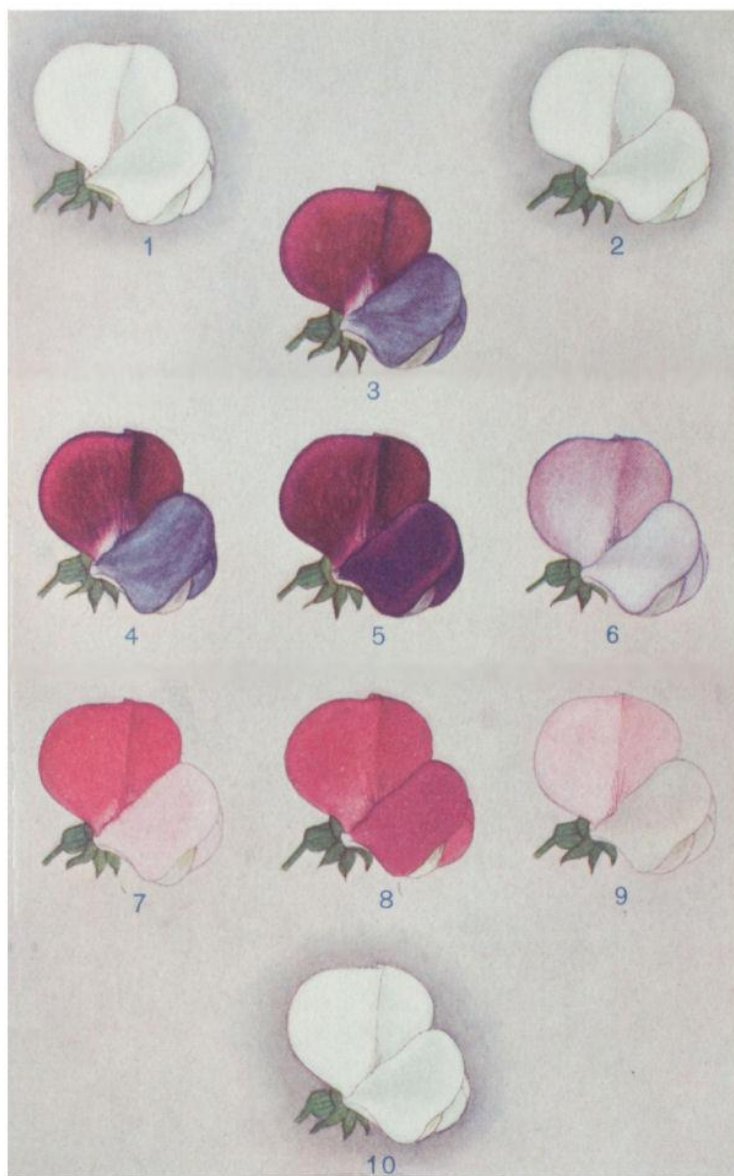
Овцы

ГЛАВА VIII

ДИКОРАСТУЩИЕ ФОРМЫ И ДОМАШНИЕ СОРТА

При обсуждении феномена реверсии мы видели, что в большинстве случаев такая реверсия происходит, когда две скрещиваемые разновидности содержат, каждая из которых содержит определенные факторы, отсутствующие в другой, полный набор которых необходим для получения реверсионной дикой формы. Это сразу наводит на мысль, что различные домашние формы животных и растений возникли в результате упущения время от времени того или иного фактора. В некоторых случаях у нас есть четкие доказательства того, что это наиболее естественная интерпретация соотношения между культивируемыми и дикорастущими формами. Вероятно, видом, у которого это проявляется наиболее ярко, является душистый горошек (*Lathyrus odoratus*). Мы уже видели основания предполагать, что в отношении определенных структурных особенностей кустовая разновидность является дикой, лишенной фактора лежкости, что Купидон - это дикая разновидность, лишенная фактора длинного междоузлия, и что Кустовая разновидность Купидона - это

дикая разновидность, лишенная обоих этих факторов. Не менее ясны данные и для многих цветковых разновидностей. В качестве иллюстрации мы можем более подробно рассмотреть случай, в котором скрещивание двух белых привело к полному возврату к фиолетовому окрасу, характерному для дикой сицилийской формы (Рис. IV.). В этом конкретном случае последующее скрещивание с пурпурными привело к получению шести различных цветковых форм в дополнение к белым. Соотношение цветных форм к белым составляло 9 : 7 (ср. стр. 44), но нас здесь интересует соотношение шести цветных форм. Из этих шести форм три были пурпурными, а три - красными. Три фиолетовыми формами были (1) дикий двухцветный фиолетовый с синими крыльями, известный в культивировании как Пурпурный Непобедимый (Рис. IV., 4); (2) темно-фиолетовый с фиолетовыми крыльями (Рис. IV., 5); и (3) очень разбавленный фиолетовый, известный как Пикоти (Рис. IV., 6). Этим трем фиолетовым формам соответствовали три красных: (1) двухцветная красная, известная как Раскрашенная Леди (Стр. IV., 7); (2) темно-красная с красными крыльями, известная как мисс Хант (стр. IV., 8); и (3) очень бледно-красная, которую мы называли Слегка белой (Стр. IV., 9). В поколении F_2 общее количество фиолетовых цветов относилось к общему количеству красных в соотношении 3:1, и это соотношение сохранялось для каждого из соответствующих классов. Фиолетовый, следовательно, доминирует над красным, и каждый из трех классов красного отличается от соответствующего фиолетового отсутствием фактора синего (B), который превращает его в фиолетовый.



Табличка IV.

1, 2 - Эмили Хендерсон; 3, F₁ реверсивный фиолетовый; 4-10, Различные формы F₂: 4, Фиолетовый; 5, Темно-фиолетовый; 6, Пикоти; 7, Раскрашенная леди; 8, мисс Хант; 9, С белым оттенком; 10, Белый.

Опять же, соотношение, в котором появлялись три класса пурпурных, составляло 9 двухцветных, 3 темно-пурпурных и 4 пикоти. Таким образом, нас здесь интересует действие двух факторов: (1) фактора светлого крыла, который делает биколор доминирующим для темнокрылой формы; и (2) фактора интенсивного цвета, который встречается у биколора и темно-фиолетового, но отсутствует у разбавленного пикоти. И здесь следует упомянуть, что эти выводы основаны на исчерпывающем наборе экспериментов, включающих разведение многих тысяч растений. Таким образом, в этом перекрестке нас интересует наличие или отсутствие пяти факторов, которые мы можем обозначить следующим образом:—

Цветовая основа, *R*.

Проявитель цвета, *C*.

Фиолетовый фактор, *B*.

Коэффициент легкости крыла, *L*.

Фактор интенсивного цвета, *я*.

В этом обозначении нашими шестью цветными формами являются:—

(1) Фиолетовые двухцветные	<i>ТРЕЩИНКИ</i> . ¹⁶¹
(2) Темно-фиолетовые	<i>трещинки</i> .
(3) Пикоти	<i>CRBLi</i> или <i>CRbli</i> .
(4) Красный биколор (= Раскрашенная леди)	<i>CRbLI</i> .
(5) Темно-красный (= мисс Хант)	<i>CRbII</i> .
(6) С белым оттенком	<i>CRbLi</i> или <i>CRbli</i> .

В этой серии следует отметить, что различные цветные формы могут быть выражены отсутствием одного или нескольких факторов в фиолетовом биколоре дикого типа. При полном исключении каждого фактора возникает новый цветовой тип, и трудно удержаться от вывода, что различные культурные формы душистого горошка произошли из дикой природы в результате какого-то процесса такого рода. Такой взгляд согласуется с тем, что мы знаем о поведении дикой формы при скрещивании с любой из садовых разновидностей. Везде, где производилось такое скрещивание, форма гибрида была дикой, что подтверждает мнение о том, что дикая природа содержит полный набор всех отличительных факторов, которые можно найти в душистом горошке.

Более того, эта точка зрения согласуется с такими историческими свидетельствами, которые можно почерпнуть из ботанической литературы и старых каталогов производителей семян. Дикий душистый горошек впервые попал в Англию в 1699 году, будучи отправлен с Сицилии монахом Франциском Купани в подарок некоему доктору Юведейлу в графстве Миддлсекс. Несколько позже мы слышим о двух новых разновидностях, красной биколорной, или Painted Lady, и белой, каждая из которых может рассматриваться как "произошедшая" от дикой пурпурной из-за отсутствия фиолетового фактора или одного из двух цветовых факторов. В 1793 году мы находим семеновода, предлагающего также то, что он назвал черными и алыми сортами. Вполне вероятно, что это были наши сорта *deer purple* и *Miss Hunt*, и что где-то примерно в это же время у некоторых растений был пропущен коэффициент для легкокрылости (*L*). В 1860 году у нас есть свидетельства того, что появился бледно-фиолетовый или пикоти, а вместе с ним, несомненно, и белый с оттенком. На этот раз это был фактор интенсивного цвета, который исчез. И так история продолжается до наших дней, и теперь тем же простым методом можно выразить связь современных оттенков, фиолетового и красного, синего и розового, капюшонов и волнистых штандартов, друг с другом и с первоначальной дикой формой. Структура многих из них в настоящее время разработана, и сегодня было бы простым, хотя, возможно, и утомительной задачей обозначить все различные разновидности серией букв,

указывающих факторы, которые они содержат, вместо нынешней системы наименования их в честь королей и королев, знаменитых генералов и дам, более или менее известных.

Из того, что мы знаем об истории различных сортов душистого горошка, ясно выделяется одна вещь. Новый признак не возникает из ранее существовавшей разновидности в результате какого-либо процесса постепенного отбора, сознательного или иного. Он внезапно оказывается завершенным сам по себе, и после этого его можно связать путем скрещивания с другими существующими признаками, чтобы получить гамму новых разновидностей. Если, например, характер капюшона, указанный в стандарте (см. Фото II, 7), внезапно обнаружился в таком семействе, как показано на табличке IV. мы должны быть в состоянии получить форму с капюшоном, соответствующую каждой из форм с вертикальным стандартом; другими словами, появление новой формы дало бы нам возможность иметь четырнадцать разновидностей вместо семи. Как мы знаем, персонаж в капюшоне уже существует. Он является рецессивным по отношению к прямостоячему стандарту, и у нас есть основания предполагать, что он возник как вид спорта внезапно из-за отсутствия фактора, в присутствии которого стандарт принимает прямостоячую форму, характерную для полевого цветка. В значительной степени садовод "улучшает" растения, с которыми он имеет дело, держа ухо востро и используя такие виды спорта для целей скрещивания. Как возникают эти виды спорта или *мутации*, мы теперь можем догадываться. Своим происхождением они, должно быть, обязаны нарушению процессов клеточного деления, в результате которых возникают гаметы. На той или иной стадии нормальное равное распределение различных факторов нарушается, и некоторые из гамет получают на тот или иной фактор меньше, чем другие. В результате соединения двух таких гамет, при условии, что они все еще способны к оплодотворению, образуется зигота, которая в процессе роста развивает новый признак.

Почему возникают эти мутации: что приводит к предполагаемому неравномерному делению гамет: об этом мы практически ничего не знаем. И до тех пор, пока мы не сможем индуцировать производство мутаций по своему желанию, мы вряд ли сможем понять условия, которые управляют их образованием. Тем не менее, в недавней литературе по экспериментальной биологии уже есть намеки, которые заставляют нас надеяться, что в будущем мы сможем узнать больше об этих вопросах.

Что касается эволюции его многочисленных разновидностей, то история душистого горошка ясна и прямолинейна. Все они возникли в дикой природе в результате процесса непрерывной утраты. Все было там вначале, и по мере того, как дикое растение расставалось с фактором за фактором, возник длинный ряд производных форм. Какими бы изысканными ни были результаты цивилизации, они были вызваны деградацией дикой природы. Насколько мы вправе рассматривать это как картину того, как работает эволюция?

Несомненно, существуют и другие виды, у которых мы должны предположить, что именно таким образом возникли различные одомашненные формы. Так, например, обстоит дело с кроликом, у которого большинство цветовых разновидностей являются рецессивными по отношению к дикой форме агути. То же самое происходит и с крысами, где разновидности черных и альбиносов, а также различные формы рисунка также являются рецессивными по отношению к дикому типу агути. И за исключением определенной желтой разновидности, о которой мы поговорим позже, то же самое происходит и со многими причудливыми разновидностями мышей.

Тем не менее существуют и другие случаи, в которых мы должны предположить, что эволюция протекала путем интерполяции признаков. Обсуждая реверсию при скрещивании, мы уже видели, что это может произойти не ранее поколения F_2 , как, например, в случае с птичьими гребнями (см. стр. 65). Возврат к единой расческе произошел в результате устранения двух факторов для розы и гороха. Эти две одомашненные разновидности следует рассматривать как обладающие дополнительным фактором по сравнению с дикой одночешуйчатой птицей. В ходе эволюции домашней птицы эти два фактора должны рассматриваться как каким-то образом взаимосвязанные. То же самое относится и к сдерживающему фактору, от которого, как мы видели, зависит доминирующий белый окрас определенной домашней птицы. У голубей тоже, если мы рассматриваем голубую породу как предка одомашненных пород, мы должны предположить, что на каком-то этапе возник дополнительный меланический фактор. Ибо мы уже видели, что черный доминирует над синим, и символы F_1 , вместе с большим количеством черных, чем синих, в F_2 , отрицают возможность того, что мы здесь имеем дело с тормозящим фактором. Безрогий или опрошенный вид крупного рогатого скота, опять же, доминирует над рогатым видом, и если, что кажется разумным, мы рассматриваем первоначальных предков домашнего скота как имевших рога, то здесь мы снова имеем дело с интерполяцией тормозящего фактора где-то в ходе эволюции.

Следовательно, в целом мы должны быть готовы признать, что эволюция домашних сортов может происходить в результате процесса добавления факторов в одних случаях и вычитания в других. Возможно, то, что мы называем дополнительными факторами, относится к отдельным категориям от остальных. До сих пор эксперимент, по-видимому, показывал, что они имеют либо природу меланиновых факторов, либо ингибирующих факторов, либо факторов удвоения, как в случае с птичьими гребнями. Но пока данные остаются столь скудными, спекуляции в этих вопросах слишком опасны, чтобы приносить прибыль.

ГЛАВА IX

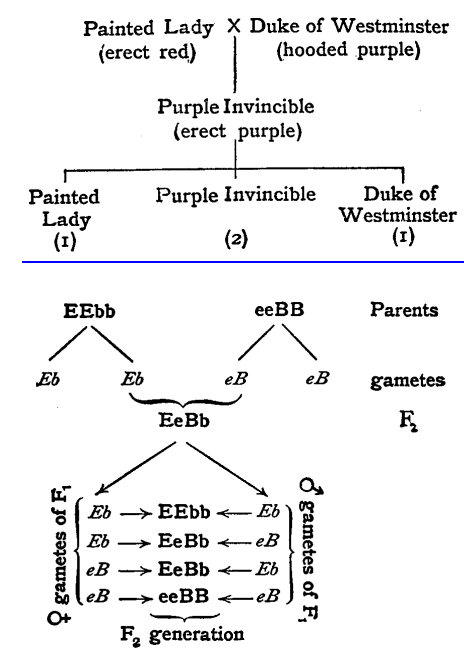
ОТТАЛКИВАНИЕ И СЦЕПЛЕНИЕ ФАКТОРОВ

Хотя различные факторы могут действовать совместно, вызывая специфические результаты в зиготе благодаря своему взаимодействию, тем не менее во всех рассмотренных нами до сих пор случаях наследственность каждого из различных факторов полностью независима. Взаимодействие факторов влияет на признаки зиготы, но не влияет на распределение отдельных факторов, которое всегда находится в строгом соответствии с обычной менделевской схемой. Каждый фактор в этом отношении ведет себя так, как если бы другого не было.

Было рассмотрено несколько случаев, когда на распределение различных факторов по гаметам влияет их одновременное присутствие в зиготе. И влияние, которое они способны оказывать друг на друга в таких случаях, бывает двоякого рода. Они могут отталкивать друг друга, отказываясь, так сказать, входить в одну и ту же зиготу, или они могут притягиваться друг к другу и, сцепившись вместе, переходить в одну и ту же гамету, так сказать, по предпочтению. На данный момент мы можем рассматривать эти два набора явлений порознь.

Одна из лучших иллюстраций взаимного отталкивания факторов наблюдается на примере душистого горошка. Мы уже видели, что потеря синего или фиолетового фактора (B) у дикого биколора приводит к образованию красного биколора, известного как Painted Lady (Стр. IV., 7). Далее, мы видели, что стандарт с капюшоном является рецессивным по отношению к обычному прямостоячему стандарту. Исключение фактора для вертикального штандарта (E) в фиолетовом биколоре (Рис. II., 5) приводит к фиолетовому цвету с капюшоном, известному как герцог Вестминстерский (Рис. II., 7). И здесь следует упомянуть, что у соответствующих крылатых форм разница в окраске крыльев и штандарта далеко не так заметна, как у форм со стоячим штандартом, но разница в структуре, по-видимому, влияет на окрас, который становится почти однородным. В этом легко убедиться, сравнив изображение фиолетового биколора на рисунке II. с изображением цветка герцога Вестминстерского.

Теперь, когда герцог Вестминстерский спаривается с Раскрашенной Дамой, коэффициент прямого стандарта (E) вносит красный, а коэффициент синего (B) - герцог, и, следовательно, все потомство фиолетового двухцветного цвета. Полученные таким образом пурпурные все гетерозиготны по этим двум факторам, и если бы случай был простым, таким как те, которые уже обсуждались, мы должны были бы ожидать, что поколение F_2 будет состоять из четырех форм: прямостоячий фиолетовый, с капюшоном фиолетовый, прямостоячий красный и с капюшоном красный в соотношении 9 : 3 : 3 : 1. Однако это не так. 2 поколение F на самом деле состоит только из трех форм, а именно. прямостоячий красный, прямостоячий фиолетовый и капюшонно-фиолетовый, и соотношение, в котором встречаются эти три формы, составляет 1 : 2 : 1. Известно, что в таком семействе не встречается капюшонно-красный. Более того, дальнейшая селекция показывает, что, в то время как прямостоячие красные и пурпурные с капюшоном всегда дают настоящие потомства, прямостоячие пурпурные в таких семействах *никогда* не дают настоящих потомств, но всегда ведут себя как исходное растение F_1 , снова давая три формы в соотношении 1 : 2 : 1. Тем не менее, мы знаем, что нетрудно получить пурпурные биколоры для получения настоящих потомств из других семейств; и мы также знаем, что душистый горошек с капюшоном существует у других сортов.



Исходя из предположения, что существует отталкивание между факторами для прямостоячего стандарта и синего цвета у растения, гетерозиготного по обоим, этот особый случай получает простое объяснение. Конституции прямостоячего красного и пурпурного с капюшоном - $EEbb$ и $eeBB$ соответственно, а конституции прямостоячего фиолетового F_1 - $EeBb$. Теперь предположим, что в такой зиготе существует отталкивание между E и B , так что, когда растение образует гаметы, эти два фактора не попадут в одну и ту же гамету. С этой точки зрения, он может образовывать только два вида гамет, а именно. Eb и eB , и они, конечно же, будут сформированы в равном количестве. Такое растение при самооплодотворении должно давать зиготический ряд $EEbb + 2 EeBb + eeBB$, т.е. 1 прямостоячий красный, 2 прямостоячих пурпурных и 1 скрыто-фиолетовый. И поскольку прямостоячие красные и пурпурные с капюшоном, соответственно, гомозиготны по E и B , отныне они должны размножаться правильно. С другой стороны, прямостоячие пурпурные, которые всегда образуются в результате объединения гаметы Eb с гаметой eB , всегда гетерозиготны по обоим этим факторам. Следовательно, они никогда не могут размножаться по-настоящему, но всегда должны давать прямостоячие красные, прямостоячие пурпурные и с капюшоном пурпурные в соотношении 1 : 2 : 1. Экспериментальные факты легко объясняются предположением об отталкивании между двумя факторами B и E во время образования гамет в растении, гетерозиготном по обоим.

Другие подобные случаи факторного отталкивания были продемонстрированы у душистого горошка, и два из них также связаны с двумя факторами, с которыми мы только что имели дело. У этого вида встречаются две различные разновидности пыльцевых зерен, а именно. обычная продолговатая форма и довольно мелкие округлые зерна. Первое преобладает над вторым.^[2] Когда производится скрещивание фиолетового с круглой пыльцой и красного с длинной пыльцой, растение F_1 является фиолетовым с длинной пыльцой. Но поколение F_2 состоит из пурпурных с круглой пыльцой, пурпурных с длинной пыльцой и красных с длинной пыльцой в соотношении 1 : 2 : 1. Красный с круглой пыльцой не появляется в F_2 из-за отталкивания факторов для фиолетового (B) и для длинной пыльцы (L). Аналогичным образом растения, полученные путем скрещивания красного длинноопыленного с красным круглым, имеющим прямостоячий стандарт, дают в F_1 длинноопыленные красные с прямостоячим стандартом, а эти в F_2 дают три типа: прямостоячий с круглой пыльцой, прямостоячий с длинной пыльцой и прямостоячий с длинной пыльцой в соотношении 1 : 2 : 1. Отталкивание здесь происходит между фактором длинной пыльцы (L) и фактором для прямостоячего стандарта (E).

Известен еще один подобный случай, в котором мы имеем дело с совершенно иными факторами. У некоторых видов душистого горошка пазухи, из которых от основного стебля отходят листья и цветоносы, темно-красного цвета. У других они зеленые. Темная пигментированная пазуха доминирует над светлой. Опять же, у некоторых видов душистого горошка пыльники стерильны, не откладывают пыльцу, и это состояние является рецессивным по отношению к обычному состоянию фертильности. Когда стерильное растение с темной пазухой скрещивают с фертильным растением со светлой пазухой, все растения F_1 являются фертильными с темными пазухами. Но такие растения в F_2 дают оплодотворяющие элементы со светлыми пазухами, оплодотворяющие элементы с темными пазухами и стерильные элементы с темными пазухами в соотношении 1 : 2 : 1. При таком скрещивании не образуются светлые пазушные стерильные элементы из-за отталкивания между коэффициентом для темной пазухи (D) и коэффициентом для фертильного пыльника (F).

Эти четыре случая уже были обнаружены у душистого горошка, и Грегори столкнулся с аналогичными явлениями у примул. К некоторым, казалось бы, аналогичным случаям у животных, когда речь идет о сексе, мы обратимся позже.

Теперь все эти четыре случая имеют общую черту, которая, вероятно, не ускользнула от внимания читателя. У всех них *первоначальное скрещивание было таким, чтобы ввести один из отталкивающих факторов у каждого из двух родителей*. Если мы обозначим наши два фактора через *A* и *B*, крестики всегда имели характер *AAbb* × *aaBB*. Давайте теперь рассмотрим, что происходит, когда оба фактора, которые в этих случаях отталкивают друг друга, привносятся одним из родителей, и ни один из них не является другим. И в частности, мы рассмотрим случай, в котором нас интересует фиолетовая и красная окраска цветка, а также пыльца длинной и округлой формы, *т.е.* с факторами *B* и *L*. Когда пурпурную длинную (*BBLL*) скрещивают с красной круглой (*bbll*), *F*₁ (*BbLl*) получается пурпурная с длинной пыльцой, идентичная по внешнему виду пыльце, полученной при скрещивании красной с длинной пыльцой и фиолетовой с круглой пыльцой. Но природа поколения *F*₂ в некоторых отношениях сильно отличается. Соотношение фиолетового к красному и длинного к круглому в каждом случае, как и раньше, составляет 3: 1. Но вместо связи между красным и длинным признаками пыльцы имеет место обратное. Характер длинной пыльцы теперь ассоциируется с фиолетовым, а круглой - с красным. Ассоциация, однако, не совсем полная, и изучение большого количества материала аналогичного происхождения показывает, что пурпурных длиннохвостых примерно в двенадцать раз больше, чем пурпурных круглоротых, в то время как красных круглоротых более чем в три раза больше, чем красных длиннохвостых. Этот своеобразный результат мог бы быть достигнут, если бы гаметная серия, произведенная растением *F*₁, состояла из 7 *BL* + 1 *Бл* + 1 *бЛ* + 7 *бл* из каждых 16 гамет. Оплодотворение между двумя такими похожими сериями из 16 гамет привело бы к появлению 256 растений, из которых 177 были бы пурпурно—длинными, 15 пурпурно-круглыми, 15 красно-длинными и 49 красно-круглых - соотношение четырех различных видов, очень близкое к тому, которое действительно было обнаружено экспериментально. Следует заметить, что во всем семействе пурпурные относятся к красным как 3 : 1, а длинных также в три раза больше, чем круглых. Особенность данного случая заключается в распределении этих двух персонажей по отношению друг к другу. Тем или иным образом факторы, определяющие синюю и длинную пыльцу, связываются друг с другом в процессе клеточного деления, которое дает начало гаметам, но эта связь не является полной. Это справедливо для всех четырех случаев, когда происходит отталкивание между факторами, когда каждый из родителей вводит один из двух факторов. *Когда оба фактора пересекаются одним и тем же родителем, мы получаем сцепление между ними вместо отталкивания*. Явления отталкивания и сцепления между отдельными факторами тесно связаны, хотя до сих пор мы не могли предположить, почему это должно быть так.

Также в настоящее время мы не можем предположить, почему определенные факторы должны быть связаны друг с другом таким особым образом, что у нас есть основания предполагать, что это происходит в процессе образования гамет. Тем не менее, эти явления весьма определены, и не исключено, что дальнейшее их изучение может пролить важный свет на архитектуру живой клетки.

ПРИЛОЖЕНИЕ К ГЛАВЕ IX

Поскольку, возможно, некоторым читателям захочется, несмотря на всю сложность книги, полнее разобраться в своеобразном феномене сочетания характеров, я собрал некоторые дополнительные данные в этом Приложении. В уже рассмотренном нами случае, когда речь

идет о факторах синей окраски и длинной пыльцы, мы были вынуждены предположить, что гаметы, продуцируемые гетерозиготным растением, имеют природу $7 BL : 1 Bl : 1 bL : 7 bl$. Такая серия семян, оплодотворенных аналогичной серией пыльцевых зерен, даст поколение следующего состава:—

$$\begin{array}{ccccccc}
 49 & + & 7 & + & 7 & + & \\
 BBLL & BBLl & BbLL & 49 & BbLl + BBll & + 7 Bbll & + bbLL + 7 bbLl + 49 bbll \\
 & + & 7 & + & 7 & + & \\
 & BBLl & BbLL & & BbLl & + 7 Bbll & + 7 bbLl \\
 & & & + & BbLl & & \\
 & & & + & 49 & BbLl & \\
 \hline
 \underbrace{\hspace{10em}} & \underbrace{\hspace{4em}} & \underbrace{\hspace{4em}} & \underbrace{\hspace{4em}} & & & \\
 177 \text{ фиолетовый, длинные} & \text{фиолетовые 15,} & 15 \text{ красных,} & 49 \text{ красный,} & & & \\
 & \text{круг} & \text{длинных} & \text{круглый} & & &
 \end{array}$$

и поскольку этот теоретический результат хорошо согласуется с фактическими данными, полученными экспериментально, у нас есть основания предположить, что гетерозиготное растение производит серию гамет, в которых факторы связаны таким образом. Интенсивность связи, однако, варьируется в разных случаях. Когда мы имеем дело с другим, а именно. фертильность (F) и темная подмышечная впадина (D), экспериментальные цифры согласуются с мнением, что игровой ряд здесь равен $15 FD : 1 Fd : 1 fD : 15 fd$. Связь в этом случае более интенсивная. В случае *erect standard* (E) и *blueness* (B) сцепление еще более интенсивное, и имеющиеся в настоящее время экспериментальные данные указывают на то, что игровой ряд здесь равен $63 Eb : 1 EB : 1 eB : 63 eb$. Есть также основания предполагать, что интенсивность связи может варьироваться в разных семействах для одной и той же пары факторов. Соотношение между синей и длинной пыльцой обычно составляет $7 : 1 : 1 : 7$, но в некоторых случаях оно может составлять $15 : 1 : 1 : 15$. Но хотя интенсивность связи может варьироваться, она меняется упорядоченным образом. Если A и B являются двумя рассматриваемыми факторами, то результаты, полученные в F_2 , можно объяснить, исходя из предположения, что соотношение произведенных четырех видов гамет является членом ряда—

$$3 AB + Ab + aB + 3 ab$$

$$7 AB + Ab + aB + 7 ab$$

$$15 AB + Ab + aB + 15 ab, \text{ etc., etc.}$$

В такой серии число гамет, содержащих A , равно числу не содержащих A , и то же самое верно для B . Следовательно, число образующихся зигот, содержащих A , в три раза больше числа

зигот, не содержащих *A*; и аналогично для *B*. Соотношение доминантных и рецессивных в каждом случае составляет 3 : 1. Эти случаи отличаются от простого менделевского случая только распределением признаков по отношению друг к другу.

Поскольку изучение этих серий представляет еще одну особенность, представляющую определенный интерес, мы можем рассмотреть ее немного подробнее. В прилагаемой таблице приведены результаты, полученные этими различными сериями гамет. Серии, отмеченные звездочкой, уже были продемонстрированы экспериментально. Первый член в ряду, в котором все четыре вида гамет образуются в равном количестве, - это, конечно, простой менделевский случай, когда сцепления не происходит.

Количество гамет последовательно.	Распределение факторов в игровых сериях	Количества произведенных зигот	Форма F ₂ поколения.			
	AB. Ab. ab. ab.		AB.	AB.	ab.	AB.
4	1 : 1 : 1 : 1	16	9	3	3	1
8	3 : 1 : 1 : 3	64	49	7	7	9
16	7 : 1 : 1 : 7	256	177	15	15	49*
32	15 : 1 : 1 : 15	1024	737	31	31	225*
64	31 : 1 : 1 : 31	4096	3009	63	63	961
128	63 : 1 : 1 : 63	16384	12161	127	127	3969*
2 <i>n</i>	(<i>n</i> -1) : 1 : 1 : (<i>n</i> -1)	4 <i>n</i> ²	3 <i>n</i> ² -(2 <i>n</i> -1)	(2 <i>n</i> -1)	(2 <i>n</i> -1)	<i>n</i> ² -(2 <i>n</i> -1)

Теперь, как показывает таблица, можно выразить игровую серию общей формулой $(n + 1) AB + AB + aB + (n - 1) ab$, где $2n$ - общее количество гамет в серии. Растение, производящее такую серию гамет, дает начало семейству зигот, в которых $3n^2 - (2n - 1)$ show both of the dominant characters and $n^2 - (2n - 1)$ show both of the recessive characters, while the number of the two classes which each show one of the two dominants is $(2n - 1)$. Когда в таком ряду связь становится более тесной, значение n увеличивается, но по сравнению с n^2 его значение становится все меньше и меньше. Чем больше становится n , тем более незначительным является его значение относительно n^2 . Следовательно, если бы связь была очень тесной, ряд $3n^2 - (2n - 1) : (2n - 1) : (2n - 1) : n^2 - (2n - 1)$ would approximate more and more to the series $3n^2 : n^2$, i.e., к простому соотношению 3 : 1. Хотя этот вопрос, вероятно, представляет скорее теоретический, чем практический интерес, не исключено, что некоторые из случаев, которые до сих пор рассматривались как следующие простому соотношению 3 : 1, при дальнейшем анализе окажутся относящимися к этой более сложной схеме.

ГЛАВА X

ПОЛ

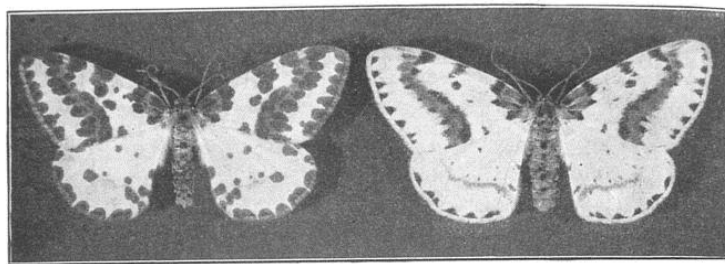
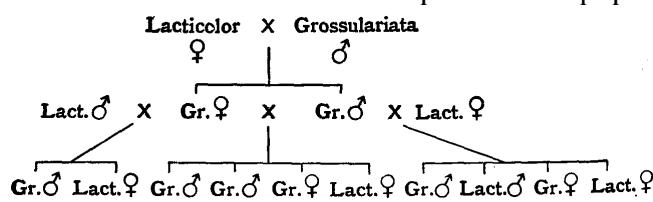


Fig. 17.

Abraxas grossulariata, обыкновенная смородиновая моль, и (справа) ее более бледная молочноцветная разновидность.

В своем простейшем выражении феномены, демонстрируемые менделевскими символами, являются четкими и незамысловатыми. Четкими и заостренными являются также феномены секса. Поэтому было естественно, что сравнение этих двух наборов явлений должно было быть проведено на раннем этапе. Как правило, скрещивание самца и самки приводит к получению двух полов примерно в равном количестве. Скрещивание гетерозиготных доминантов и рецессивных также приводит к равному количеству рецессивных и гетерозиготных доминантов. Не является ли, следовательно, возможным, что один из полов гетерозиготен по фактору, которого нет у другого, и что наличие или отсутствие этого фактора определяет пол зиготы? Результаты некоторых недавних экспериментов, по-видимому, подтверждают эту интерпретацию, по крайней мере, в конкретных случаях. Из них простейшей является обыкновенная смородиновая моль (*Abraxas grossulariata*), из которых существует бледная разновидность (рис. 17), известная как *молочноцветная*. Эксперименты Донкастера и Рейнора показали, что сорт вел себя как простой рецессивный по отношению к нормальной форме. Но распределение доминантов и



рецессивов по половому признаку было своеобразным. Первоначальная помесь была получена между *молочноцветной* самкой и нормальным самцом. Все моли F₁ обоих полов принадлежали к нормальному типу *grossulariata*. Затем F₁ насекомых были объединены в пары и дали поколение, состоящее из 3 нормальных особей : 1 *молочноцветных*. Но все *молочноцветные* были самками, а все самцы имели нормальный рисунок. Однако оказалось возможным получить *молочноцветного самца* путем скрещивания *молочноцветной* самки с самцом F₁. Семейство, полученное в результате этого скрещивания, состояло из нормальных самцов и нормальных самок, *молочноцветных* самцов и *молочноцветных* самок, и четыре сорта были выведены примерно в равном количестве. В таком семействе не было особой ассоциации ни одной из двух цветковых разновидностей с одним полом, а не с другим. Но обратное скрещивание, F₁

самки с *молочноцветным* самцом, дало совсем другой результат. Как и при предыдущем скрещивании, такие семейства содержали равное количество нормальной формы и рецессивной разновидности. Но все обычные *grossulariata* были самцами, в то время как все *молочноцветные* были самками. Теперь эта, казалось бы, сложная совокупность фактов легко объяснима, если мы сделаем следующие три предположения: —

(1) Признак *гроссуляриата* (G) является доминирующим по сравнению с признаком молочной окраски (g). Это, очевидно, оправдано экспериментами, поскольку, не принимая во внимание распределение по полу, мы получаем ожидаемое соотношение 3 : 1 от $F_1 \times F_1$, а также ожидаемое соотношение равенства при скрещивании гетерозиготы с рецессивным.

(2) Самка гетерозиготна по доминантному фактору (F), которого нет у самца. Следовательно, конституция женщины - это Ff , а мужчины - ff . Это предположение согласуется с тем фактом, что представители обоих полов рождаются примерно в равном количестве.

(3) Существует отталкивание между факторами G и F в зиготе, которая гетерозиготна по ним обоим. Такие зиготы ($FfGg$) всегда должны быть женскими и, исходя из этого предположения, будут производить гаметы Fg и fG в равных количествах.

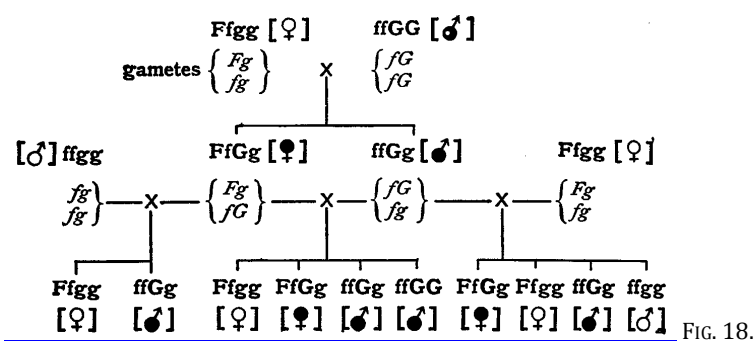


Fig. 18.

Схема наследования в поколениях F_1 и F_2 , полученных в результате скрещивания самки с самцом *grossulariata*. Характер каждой особи представлен половыми признаками в скобках, причем черные по внешнему виду *grossulariata*, а светлые *молочного цвета*.

Теперь мы можем построить схему для сравнения с приведенной на странице 100, чтобы показать, как эти предположения объясняют результаты эксперимента. Первоначальными родителями были *молочноцветная* самка и *гроссуляриата* самец, которые, по нашим предположениям, должны быть *Ffgg* и *ffGG* соответственно по телосложению. Поскольку самка всегда гетерозиготна по F , ее гаметы должны быть двух видов, а именно. Fg и fg , в то время как у чистокровного самца *grossulariata* должны быть все fG , принадлежащие к этому типу. Когда яйцеклетка Fg оплодотворяется сперматозоидом fG , получающаяся в результате зигота, *FfGg*, гетерозиготна как по F , так и по G , и по внешнему виду является самкой *grossulariata*. Зигота, возникающая в результате оплодотворения яйцеклетки fg сперматозоидом fG , гетерозиготна по G , но не содержит F , и, следовательно, является самцом *grossulariata*. Такое мужское существо по конституции *ffGg* должно производить гаметы двух видов, fG и fg , в равных количествах. И поскольку мы предполагаем отталкивание между F и G , то *самка*, обладающая конституцией *FfGg*, должна производить равное количество гамет Fg и fG . Ибо, по нашему предположению, F и G не могут входить в одну и ту же гамету. Таким образом, серия гамет, вырабатываемых мотыльками F_1 , - это fG , fg самцом и Fg , fG самкой. Результирующее поколение F_2 , следовательно, состоит из четырех классов зигот *Ffgg*, *FfGg*,

$ffGg$ и $ffGG$ в равных количествах. Другими словами, представители обоих полов производятся в равном количестве, соотношение нормальных гроссуляриат к *молочнокислым* составляет 3: 1, и все *молочнокислые* - самки; то есть результаты, полученные на основе наших предположений, согласуются с результатами, фактически полученными в результате эксперимента. Теперь мы можем перейти к результатам, которые должны быть получены при скрещивании моли F_1 с разновидностью *молочноцветной*. И сначала мы возьмем помесь *молочноцветной* самки $\times F_1$ самца. Гаметы, продуцируемые самкой *молочноцветной*, как мы уже видели, представляют собой Fg и fg , в то время как гаметы, продуцируемые самцом F_1 , - это fG и fg . Объединение этих двух серий гамет должно привести к равному количеству четырех видов зигот $FfGg$, $Ffgg$, $ffGg$ и $ffgg$, т.е. самок *grossulariata* и *молочноцветных*, и самцов *grossulariata* и *молочноцветных* в равных количествах. Здесь, опять же, рассчитанные результаты согласуются с результатами эксперимента. Наконец, мы можем рассмотреть, что должно произойти, когда самку F_1 скрещивают с *молочноцветным* самцом. Самка F_1 из-за отталкивания между F и G производит только два вида яйцеклеток Fg и fG , причем производит их в равном количестве. Поскольку *молочнокислый* самец не может содержать ни F , ни G , все его сперматозоиды должны быть fg . Результатом такого скрещивания, следовательно, должно быть получение равного количества двух видов зигот $Ffgg$ и $ffGg$, т.е. самок *молочноцветных* и самцов *grossulariata*. И это, как мы уже видели, является фактическим результатом такого скрещивания.

Прежде чем оставить смородиновую моль, мы можем упомянуть об интересном открытии, сделанном в результате этих экспериментов. Сорт *lacticolor* в Великобритании является южной формой и, как известно, не встречается в Шотландии. Вязки производились между дикими шотландскими самками и *молочноцветными* самцами. Семьи, образовавшиеся в результате таких спариваний, были точно такими же, как у *молочноцветных* самцов и F_1 самок, а именно. только *гроссуляриата* самцы и *молочноцветные* самки. Следовательно, мы вынуждены рассматривать конституцию дикой самки *grossulariata* как идентичную конституции самки F_1 , т.е. гетерозиготной по фактору *grossulariata*, а также по фактору женственности. Хотя "чистая" дикая самка *grossulariata* родом из региона, где *молочнокислый* окрас не известен, она, тем не менее, является постоянной дворняжкой, но она никогда не сможет показать свой истинный окрас, если ее не скрестить с самцом, который либо гетерозиготен по G , либо является чистокровным *молочнокислым* самцом. И поскольку все дикие северные самцы чисты по характеру *grossulariata*, этого никогда не может произойти в естественном состоянии.

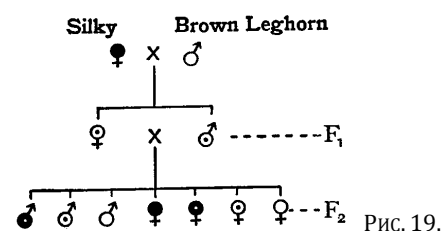


Рис. 19.

Схема, иллюстрирующая результат скрещивания шелковистой курицы с коричневым петухом Леггорна. Черные половые признаки обозначают птиц с глубокой пигментацией, а светлые - птиц без пигментации. Световые знаки с черной точкой в центре обозначают птиц с небольшим количеством пигмента.

Существенная особенность случая смородиновой моли заключается в различных результатах, полученных при взаимных скрещиваниях. *Молочноцветная* самка $\times$

гроссуляриата самец дает *гроссуляриат* поодиночке обоих полов. Но *grossulariata* самка × *молочноцветный* самец дает только *самцов* и *молочноцветных* самок. Такая разница между реципрокными скрещиваниями была обнаружена и у других животных, и экспериментальные результаты, хотя иногда и более сложные, объясняются тем же образом. Интересный случай, в котором задействованы три фактора, был недавно исследован на птицеводстве. Шелковистая порода кур, помимо прочих особенностей, характеризуется замечательным обилием меланового пигмента. Кожа тускло-черная, в то время как гребень и бородки темно-фиолетового цвета, резко контрастирующие с белым оперением (Рис. V., 3). Вскрытие показывает, что этот черный пигмент широко распространен по всему телу, особенно заметен в таких оболочках, как брыжейки, надкостница и мягкая оболочка, окружающая мозг. Он также встречается в соединительных тканях между мышцами. С другой стороны, у коричневого леггорна этот пигмент не обнаружен. Взаимные скрещивания между этими двумя породами дали заметную разницу в результатах. В результате скрещивания шелковистой курицы и коричневого петуха-леггорна было получено F₁ птиц, у которых у обоих полов были обнаружены только следы пигмента. При случайном наблюдении они могли бы сойти за непигментированных птиц, поскольку, за исключением редких пигментных пятен, их кожа, гребень и бородки были такими же чистыми, как у коричневого леггорна (Рис. V., 1 и 4). Вскрытие выявило наличие небольшого количества внутреннего пигмента. Такие птицы, скрещенные вместе, дали часть потомства с полной пигментацией Шелковистости, некоторые без какого-либо пигмента, а другие с разной степенью пигментации. Однако ни у одного из птиц-самцов F₂ не было полной глубокой пигментации Шелковистости.

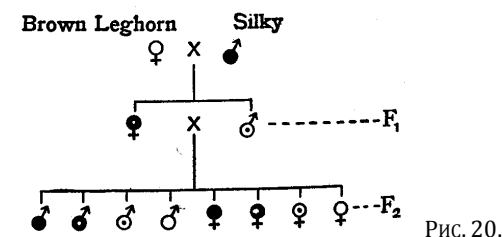


Рис. 20.

Схема, иллюстрирующая результат скрещивания бурой леггорнской курицы с шелковистым петухом (см. рис. 19).

Однако, когда крест был сделан другим способом, а именно: Коричневая курица Леггорн × Шелковистый петух, результат был другим. В то время как птицы-самцы F₁ были почти лишены пигмента, как и при предыдущем скрещивании, куры F₁, с другой стороны, были почти такими же глубоко пигментированными, как и чистые шелковистые (Рис. V., 2). Самец Шелковистый передал пигментацию, но только своим дочерям. Такие птицы, скрещенные вместе, дали поколение F₂, содержащее цыплят с полноценным глубоким пигментом, цыплят без пигмента и цыплят с различными степенями пигментации, всех разных видов обоих полов.

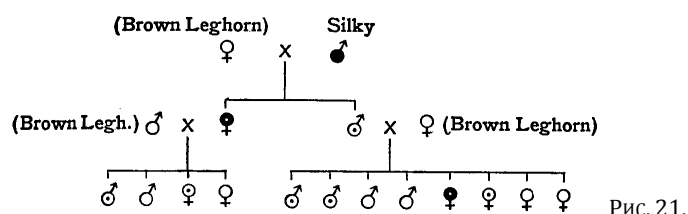


Рис. 21.

Схема, иллюстрирующая результат скрещивания F₁ птицы (например, Коричневый Леггорн × Шелковистый) с чистокровным коричневым Леггорном.

При анализе этого сложного случая было произведено много других различных скрещиваний, но пока будет достаточно упомянуть лишь одно из них, а именно. это между птицами F₁ и чисто-коричневым Леггорном. В результате скрещивания курицы F₁ и петуха бурого леггорна были получены только птицы с небольшим количеством пигмента и птицы без пигмента. И это было справедливо как для глубоко пигментированных, так и для слабопигментированных видов куриц F₁. Но когда петуха F₁ спаривали с бурой курицей леггорн, определенная доля цыплят, каждый восьмой, была глубоко пигментированной, и эти птицы с высокой пигментацией всегда были самками (см. рис. 21). И в этом отношении все самцы F₁ вели себя одинаково, независимо от того, происходили ли они от Шелковистой курицы или от Шелковистого петуха. Таким образом, мы имеем парадокс, заключающийся в том, что курица F₁, хотя и сама сильно пигментированная, не может передать это состояние никому из своего потомства при скрещивании с непигментированным коричневым Леггорном, но при аналогичном скрещивании петух F₁ может передать это пигментированное состояние четверти своего потомства женского пола, хотя сам он почти лишен пигмента.



Табличка V.

1, 2, F₁ Петух и курица, бывшая курица-Леггорн × Шелковистый петух; 3, Шелковистый петух; 4, Курица, бывшая курица-Леггорн × Коричневый Леггорн петух.

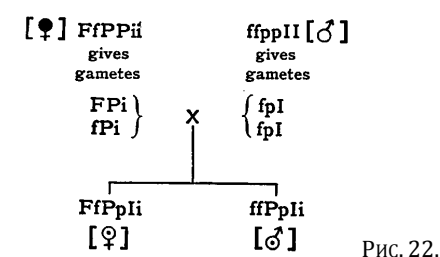


Рис. 22.

Схема, иллюстрирующая природу поколения F₁ от шелковистой курицы и бурого петуха-леггорна (см. рис. 23).

Теперь все эти, на первый взгляд, сложные результаты, а также многие другие, на которые мы не ссылались, могут быть выражены следующей простой схемой. На пигмент влияют три фактора, а именно: (1) фактор пигментации (*P*); (2) фактор, который подавляет выработку пигмента (*I*); и (3) фактор женственности (*F*), по которому самки птиц гетерозиготны, но которого нет у самцов. Далее, мы делаем предположения (*a*), что существует отталкивание между *F* и *I* в женской зиготе (*FfIi*), и (*b*), что самец бурого леггорна гомозиготен по ингибирующему фактору (*I*), но что курица Бурый леггорн всегда гетерозиготна по этому фактору точно так же, как самка смородиновой моли всегда гетерозиготна по *grossulariata*

фактор. Теперь мы можем перейти к тому, чтобы показать, как это объяснение согласуется с приведенными нами экспериментальными фактами.

Шелковистость не содержит фактора пигментации, но не содержит фактора-ингибитора. Коричневый Леггорн, с другой стороны, содержит фактор-ингибитор, но не фактор пигментации. При скрещивании шелковистой курицы с бурым леггорнским петухом мы скрещиваем двух птиц конституции $FfPpIi$ и $ffppII$, и, следовательно, все птицы F_1 гетерозиготны как по P , так и по I . У таких птиц пигментация почти, но не полностью подавлена, и поскольку оба пола имеют одинаковое телосложение в отношении этих двух факторов, они оба имеют схожую внешность.

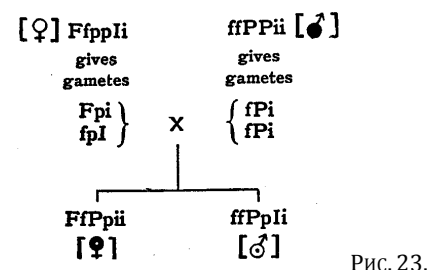


Рис. 23.

Схема, иллюстрирующая природу поколения F_1 от бурой леггорнской курицы и шелковистого петуха (см. рис. 22).

С другой стороны, при реципрокном скрещивании мы спариваем Шелковистого самца ($ffPpIi$) с бурой курицей-леггорном, которая, по нашему предположению, гетерозиготна по ингибирующему фактору (I) и, следовательно, по конституции является $FfppIi$. Из-за отталкивания между F и I гаметы, вырабатываемые такой птицей, составляют Fpi и fpI в равных количествах. Все гаметы, вырабатываемые Шелковистым петушком, являются fPi . Следовательно, телосложение у F_1 птиц-самцов, полученных этим скрещиванием, как и раньше, является $ffPpIi$, но у самок должно быть все телосложение $FfPpIi$. Шелковистый петушок передает своим дочерям полностью пигментированное состояние, потому что гаметы бурой леггорнской курицы, которые содержат фактор женственности, не содержат ингибирующего фактора из-за отталкивания между этими факторами. Природа генерации F_2 в каждом конкретном случае согласуется с приведенной выше схемой. Поскольку, однако, это служит иллюстрацией некоторых моментов, связанных с промежуточными формами, мы отложим дальнейшее рассмотрение этого вопроса до обсуждения этих вопросов, а пока ограничимся объяснением различий в поведении самцов и самок F_1 при скрещивании с коричневым леггорном. И, во-первых, помесь коричневой самки Леггорна с F_1 самцом. Бурая леггорнская курица, согласно нашей гипотезе, является $FfppIi$ и производит гаметы Fpi и fpI . Петух, согласно нашей гипотезе, является $ffPpIi$ и производит в равных количествах четыре вида гамет fPi , fpi , fpI , fPI . Результат встречи этих двух серий гамет приведен на рис. 24. Из восьми различных видов образовавшихся зигот только одна содержит P при отсутствии I , и это самка. Результат, как мы уже видели, соответствует экспериментальным фактам.

Fpi fPI ♀	Fpi fPi ♀	Fpi fpI ♀	Fpi fpi ♀
fpI fPI ♂	fpI fPi ♂	fpI fpI ♂	fpI fpi ♂

FIG. 24.

Диаграмма, показывающая характер потомства от курицы-леггорна бурого и петуха F_1 , полученного от шелковистой курицы $\times$ петуха-леггорна бурого, или наоборот.

С другой стороны, коричневый леггорнский петух, согласно нашей гипотезе, $ffppiI$. Следовательно, все его гаметы содержат фактор-ингибитор, и когда он спаривается с курицей F_1 hen all the zygotes produced must contain I . None of his offspring, therefore, can be fully pigmented, for this condition only occurs in the absence of the inhibitor factor among zygotes which are either homozygous or heterozygous for P

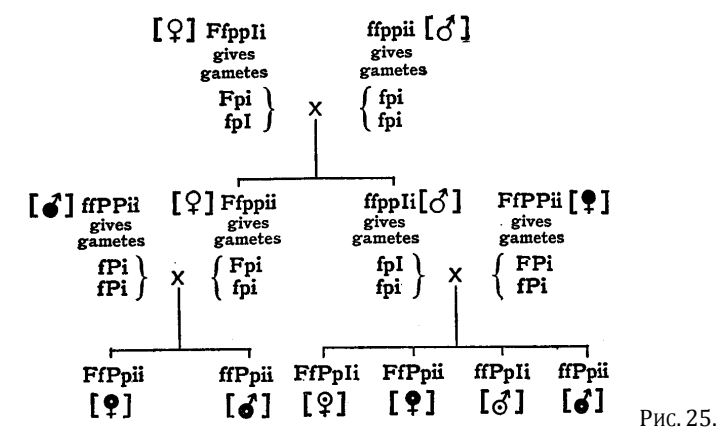


Рис. 25.

Схема, иллюстрирующая гетерозиготную природу чистокровной бурой куры леггорн. Пояснения см. в тексте.

Интерпретация этого случая основывается на конституции бурой леггорнской курицы, на ее гетерозиготном состоянии по двум факторам F и I , а также на отталкивании, которое происходит между ними при формировании гамет. В ходе независимой серии экспериментов этот взгляд на природу бурой леггорнской курицы был подтвержден интересным образом. Есть птицы, у которых нет ни пигментного фактора, ни ингибирующего фактора, которые имеют конституцию $prii$. Такие птицы при скрещивании с шелковистой дают темно-пигментированных птиц обоих полов в F_1 , а поколение F_2 состоит из пигментированных и непигментированных в соотношении 3:1. Теперь петух такой линии, скрещенный с Бурой курицей леггорн, должен давать только полностью непигментированных птиц. Но если, как мы предположили, бурая леггорнская курица производит гаметы Fpi и fpi , то птицы-самцы, полученные в результате такого скрещивания, должны быть гетерозиготными по I , т.е. по конституции $ffppiI$, в то время как птицы-несушки, хотя и идентичны по внешнему виду в части отсутствия пигментации, не должны содержать этого фактора, но должны быть конституционально $Ffppii$. Скрещивание с чистокровными шелковистыми птицами F_1 противоположного пола должно дать совершенно другой результат. В то время как куры должны давать только глубоко пигментированных птиц обоих полов, петухи должны давать равное количество глубоко пигментированных и слабопигментированных птиц (см. рис. 25). Таковы были результаты, которые действительно дал эксперимент, тем самым убедительно подтвердив точку зрения, к которой нас привели в отношении бурой леггорнской курицы. По сути, в случае домашней птицы речь идет о смородиновой моли. Он отличается тем, что фактор, который отталкивает женственность, не производит видимого эффекта, и его наличие или отсутствие можно определить только путем введения третьего фактора, связанного с пигментацией.

Такое представление о природе бурой леггорнской курицы приводит к любопытному парадоксу. Мы утверждали, что Шелковистый петушок передает пигментацию, но передает ее только своим дочерям. По-видимому, это случай неравной передачи от отца. На самом деле, как показал наш анализ, речь идет о неравномерной передаче инфекции матерью, поскольку вклад отца в потомство одинаков для каждого пола. Мать передает дочерям свое доминирующее качество женственности, но, чтобы как бы уравновесить это, она передает своим сыновьям другое качество, которого не получают ее дочери. Общий опыт человеческих семей показывает, что в отношении определенных качеств сыновья, как правило, больше похожи на своих матерей, чем дочери, и не исключено, что такие наблюдения имеют под собой реальную основу, ключ к которой может дать Коричневая курица-леггорн.

И это не единственное отражение, которое предлагает Коричневый Леггорн. Из-за противоположности между факторами женственности и подавления пигментации невозможно ни при какой форме спаривания получить курицу, гомозиготную по фактору-ингибитору. Она променяла на женственность возможность когда-либо получить двойную дозу этого фактора. Мы знаем, что в некоторых случаях, как, например, у голубой андалузской птицы, качества особи заметно различаются в зависимости от того, получила ли она однократную или двойную дозу данного фактора. Нет ничего невероятного в том, что некоторые качества, которыми мужчина отличается от женщины, основаны на различии такого рода. Определенные качества интеллекта, например, могут зависеть от наличия у индивида двойной дозы какого-либо фактора, который отталкивает женственность. Если это так, и если женщина стремится достичь результатов, которые подразумевают такие качества интеллекта, то ей поможет не образование или тренировка. Ее задача состоит в том, чтобы превратить фактор, от которого зависит качество, в яйцеклетку, которая также несет в себе фактор женственности.

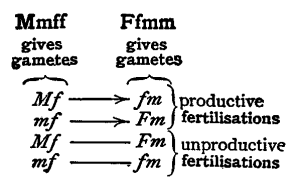
ГЛАВА XI

СЕКС (продолжение)

Случаи, которые мы рассмотрели в предыдущей главе, принадлежат к группе, в которой особенности наследования легче всего объяснить, предположив, что самка гетерозиготна по какому-то фактору, который не обнаруживается у самца. Женственность - это дополнительный признак, накладываемый на основу мужественности, и поскольку мы предполагаем, что для каждого есть отдельный фактор, полная конституциональная формула для женщины - $FfMM$, а для мужчины - $ffMM$. Оба пола гомозиготны по мужскому элементу, и разница между ними обусловлена наличием или отсутствием женского элемента F .

Однако существуют и другие случаи, для которых этого объяснения будет недостаточно, но их лучше всего интерпретировать, исходя из того, что самец гетерозиготен по фактору, который не обнаружен у самки. Таким случаем является случай, недавно описанный Морганом в Америке для выжимной мухи (*Drosophila ampelophila*). Обычно у этого маленького насекомого красные глаза, но известно, что белоглазые особи встречаются редко. Красный цвет глаз преобладает над белым. В зависимости от пола окраска глаз жмыховой мухи наследуется по тем же линиям, что и у *крупноцветной* и *молочноцветной*

смородиновой моли, но с одним существенным отличием. Фактор, который отталкивает эффект красных глаз, в данном случае обнаруживается у самца, и, следовательно, именно самец должен рассматриваться как гетерозиготный по половому фактору, которого нет у самки.



Чтобы привести эти и другие случаи в соответствие, Бейтсон недавно выдвинул интересное предложение. Согласно этому предположению, каждый пол гетерозиготен только по своему половому фактору и не содержит фактора, присущего противоположному полу. Самец имеет телосложение *Mmff*, а самка *Ffmm*. Каждый пол производит два вида гамет: *Mf* и *mf* у самца и *Fm*, *fm* у самки. Но с этой точки зрения необходимо еще одно предположение. Если бы каждый из двух видов сперматозоидов был способен оплодотворять каждый из двух видов яйцеклеток, мы получили бы особей с конституцией *MmFf* и *mmff*, а также нормальных самцов и самок, *Mmff* и *Ffmm*. Поскольку факты обычного обоеполого размножения не дают нам оснований предполагать существование этих двух классов особей, какими бы они ни были, мы должны предположить, что оплодотворение продуктивно только между сперматозоидами, несущими *M*, и яйцеклетками без *F*, или между сперматозоидами, не содержащими *M*, и яйцеклетками, содержащими *F*. Другими словами, с этой точки зрения мы должны предположить, что оплодотворение между определенными формами гамет, даже если оно может произойти, неспособно дать начало зиготам, способным к дальнейшему развитию. Если мы примем это предположение, то только что приведенная схема будет охватывать такие случаи, как случаи со смородиновой молью и домашней птицей, в равной степени, как и случаи со жмыховой мухой. В первом случае существует отталкивание либо между фактором factor and *F*, or else between the pigment inhibitor factor and *F*, while in the latter there is repulsion between the factor for red eye and *M*. В

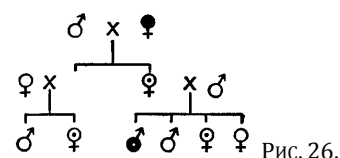


Рис. 26.

Схема, иллюстрирующая вероятный способ наследования дальтонизма. Темные знаки обозначают пострадавших людей. Черная точка в центре обозначает незараженную самку, которая способна передать это заболевание своим сыновьям.

Каковы бы ни были достоинства или недостатки такой схемы, она, безусловно, предлагает объяснение особой формы ограниченной по половому признаку наследственности у человека. Уже давно общеизвестно, что дальтонизм гораздо чаще встречается среди мужчин, чем среди женщин, а также что незатронутые женщины могут передавать его своим сыновьям. На первый взгляд, этот случай мало чем отличается от случая с овцами, где рогатый признак, по-видимому, доминирует у самца, но рецессивен у самки. Гипотеза о том, что состояние дальтонизма обусловлено присутствием дополнительного фактора по сравнению с нормой, и что его однократная доза вызовет дальтонизм у мужчин, но не у женщин, будет охватывать значительную часть наблюдаемых фактов (см. рис. 26). Более

того, это служит объяснением того примечательного факта, что все сыновья женщин-дальтоники также страдают дальтонизмом. Ибо женщина не может страдать дальтонизмом, если только она не гомозиготна по фактору дальтонизма, и в этом случае все ее дети должны получить разовую дозу этого препарата, даже если она выйдет замуж за нормального мужчину. И этого достаточно, чтобы вызвать дальтонизм у мужчин, но не у женщин.

Но в этом случае есть одно заметное отличие от случая с овцами. При скрещивании с чистокровными безрогими овцами гетерозиготный рогатый баран передает рогатый признак половине своего потомства мужского пола (см. стр. 71). Но гетерозиготный дальтоник ведет себя не совсем как овца, поскольку он, по-видимому, не передает дальтонизм никому из своих потомков мужского пола. Если, однако, мы предположим, что фактор дальтонизма компенсируется фактором мужской принадлежности, измененная схема будет охватывать наблюдаемые факты. Ибо, обозначая фактор дальтонизма через X , гаметы, производимые дальтонизированным самцом, бывают только двух видов, а именно. Mfx и mfX . Если он женится на нормальной женщине ($Ffmmxx$), сперматозоиды Mfx объединяются с яйцеклетками fmX , чтобы дать нормальных самцов, в то время как сперматозоиды mfX объединяются с яйцеклетками FmX , чтобы дать самок, гетерозиготных по фактору дальтонизма. Эти дочери сами по себе нормальны, но передают это заболевание примерно половине своих сыновей.

Попытка найти простое объяснение природы секса привела нас к предположению, что определенные комбинации между гаметами неспособны дать начало зиготам, которые могут развиваться дальше. В различных рассмотренных до сих пор случаях нет никаких оснований предполагать, что происходит что-либо подобное или что различные гаметы не являются полностью фертильными друг с другом. Однако уже несколько лет известен один своеобразный случай, когда некоторые гаметы, по-видимому, неспособны объединяться для получения потомства. Желтый цвет у мыши доминирует по агути, но до сих пор гомозиготный желтый цвет никогда не встречался. Желтые из семейств, где встречаются только желтые и агути, дают при совместном скрещивании желтые и агути в соотношении 2 : 1. Если бы это был обычный менделевский случай, соотношение должно было быть 3 : 1, и каждый третий желтый, выведенный таким образом, должен быть гомозиготным и давать только желтые при скрещивании с агути. Но Куэно и другие показали, что все желтые гетерозиготны и при скрещивании с агути дают как желтые, так и агути. Следовательно, мы вынуждены предположить, что яйцеклетка, несущая желтый фактор, непродуктивна, если ее оплодотворяет сперматозоид, который также несет этот фактор. Только таким образом, по-видимому, можно объяснить дефицит желтых и отсутствие гомозиготных особей в семьях, возникающих в результате спаривания желтых особей друг с другом. В настоящее время, однако, это остается единственным определенным примером среди животных, в котором у нас есть основания предполагать, что имеет место что-либо в природе непродуктивного оплодотворения.^[8]

Если мы обратимся от животных к растениям, то обнаружим более сложное положение вещей. Вообще говоря, высшие растения являются гермафродитами, поскольку и семяпочки, и пыльцевые зерна встречаются на одном цветке. Некоторые растения, однако, как и большинство животных, бывают раздельного пола, одно растение несет только мужские или женские цветки. У других растений отдельные цветки либо мужские, либо женские, хотя оба цветка находятся на одной особи. В других случаях, опять же, условия еще более сложные, поскольку на одном и том же растении могут быть цветы трех видов, а именно. мужские, женские и гермафродитные. Или может случиться так, что эти три формы

встречаются у одного и того же вида, но у разных особей — самки и гермафродиты у одного вида; самцы, самки и гермафродиты у другого. Однако необходимо упомянуть об одном случае, поскольку он предполагает возможность, с которой мы до сих пор не сталкивались. У брионии обыкновенной английской (*Bryonia dioica*) полы разделены, у некоторых растений только мужские, а у других только женские цветки. У другого европейского вида, *B. alba*, как мужские, так и женские цветки встречаются на одном и том же растении. Корренс взаимно скрестил эти два вида, а также оплодотворил *B. dioica* собственным самцом со следующими результатами:—

двудомная	♀	×	двудомная	♂	дал	♀♀	и	♂♂
"			×	Альба	♂"	♀♀	только	
Альба	♀	×	двудомная	♂"		♀♀	и	♂♂.

Главный интерес представляет поразительная разница, проявляющаяся при взаимных скрещиваниях между *dioica* и *alba*. Самцы появляются, когда *alba* используется в качестве родительской самки, но не тогда, когда самку *двудомной* скрещивают с самцом *alba*. Можно предложить более одной схемы для освещения этих фактов, но мы можем ограничиться здесь той, которая кажется наиболее соответствующей общей тенденции других случаев. Мы предположим, что у *двуногих* женственность доминирует над мужественностью, и что самка гетерозиготна по этому дополнительному фактору. Таким образом, у этого вида самка производит равное количество яйцеклеток с женским фактором и без него, в то время как этот фактор отсутствует во всех пыльцевых зернах. *Alba* ♀ × *dioica* ♂ дает тот же результат, что и *dioica* ♀ × *dioica* ♂, и поэтому мы должны предположить, что *alba* производит мужские и женские яйцеклетки в равном количестве. *Alba* ♂ × *dioica* ♀, однако, не дает ничего, кроме самок. Следовательно, если мы не предположим, что имеет место избирательное оплодотворение, мы должны предположить, что все пыльцевые зерна *alba* несут женский фактор — другими словами, что в том, что касается половых факторов, существует разница между семяпочками и пыльцевыми зернами одного и того же растения. К сожалению, дальнейшее расследование этого случая становится невозможным из-за полной стерильности растений F₁.

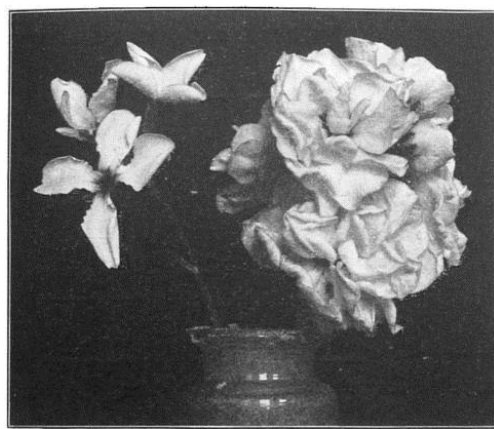
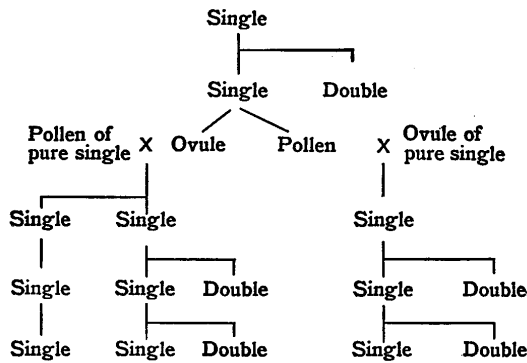


Рис. 27.

Одинарные и двойные акции, полученные от одного и того же родителя-одиночку.

О том, что возможность различия между семяпочками и пыльцевыми зернами одной и той же особи должна быть принята во внимание в будущей работе, свидетельствуют данные из совершенно другого источника. Двойной подвой - давний фаворит садоводов, и на протяжении веков было известно, что сам по себе он не дает семян, но должен быть выведен из специальных сортов одного сорта. "Вы все должны понимать, - писал Джон Паркинсон в своей книге *gilliflowers*,^[9] - что те растения, у которых махровые цветы, не содержат



семян вообще ... но единственный способ иметь махровые цветы в любое время года - это сохранить семена тех растений этого вида, у которых одиночные цветы, потому что из этого семени вырастут некоторые, у которых будут одиночные, и некоторые махровые цветы ". Что касается природы этих разновидностей одиночных бросков с двойным броском, мисс Сондерс недавно раскрыла несколько интересных фактов. Она скрестила одиночные броски с чистыми одиночными бросками, принадлежащими к разновидностям, в которых парные броски никогда не встречаются. Скрещивание производилось в обе стороны, и в обоих случаях все растения F_1 были одиночными. Различие, однако, появилось, когда от растений F_1 было выведено следующее поколение. Все растения F_1 из пыльцы двойного одиночного метателя вели себя как одиночные метатели двойного метания, но из растений F_1 из семяпочек двойных метателей некоторые вели себя как одиночные метатели двойного метания, а некоторые - как чисто одиночные. Таким образом, мы приходим к выводу, что семяпочки и пыльцевые зерна двойных метателей, хотя оба производятся одним и тем же растением, различаются в зависимости от фактора (или факторов) двойственности. Двойственность, по-видимому, присуща всем пыльцевым зернам таких растений, но только некоторым семяпочкам. Хотя природа двойственности в запасах еще четко не изучена, факты, обнаруженные мисс Сондерс, убедительно свидетельствуют о том, что семяпочки и пыльцевые зерна одного и того же растения могут отличаться по своим передающим свойствам, вероятно, из-за некоторого процесса сегрегации в растущем растении, который приводит к неравномерному распределению тех или иных факторов в клетках, дающих начало семяпочкам, по сравнению с теми, из которых в конечном итоге прорастают пыльцевые зерна. Независимо от того, окажется ли это правдивым отчетом или нет, такую возможность нельзя упускать из виду в будущей работе.

Из всего этого достаточно ясно, что предстоит еще многое сделать, прежде чем проблема секса будет решена, даже в той мере, в какой биолог вообще может рассчитывать на ее решение. Возможностей много, и требуется множество свежих фактов, прежде чем мы сможем надеяться определиться с выбором среди них. И все же случайные проблески четких и упорядоченных явлений, которые менделевские очки уже позволили нам уловить, вселяют справедливую надежду на то, что когда-нибудь все они могут быть сведены

воедино и занять надлежащее место в общей схеме, которая охватит их все. Тогда, хотя и не раньше, проблема природы секса перейдет из рук биолога в руки физика и химика.

ГЛАВА XII

ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ПРОДУКТЫ

Насколько мы продвинулись, мы нашли возможным выразить различные признаки животных и растений в терминах определенных факторов, которые переносятся половыми клетками и распределяются по определенной схеме. Какой бы ни была природа этих факторов, для целей анализа их можно рассматривать как неделимые сущности, которые могут присутствовать, а могут и не присутствовать в любой данной гамете. Когда фактор присутствует, он присутствует как единое целое. Видимые свойства, развиваемые зиготой в процессе ее роста, зависят от природы и разнообразия факторов, внесенных двумя гаметами, которые участвовали в ее образовании, и в меньшей степени от того, был ли каждый фактор внесен обеими гаметами или только одной. Если данный фактор вносится только одной гаметой, получающаяся гетерозигота может быть более или менее промежуточной между гомозиготной формой с двойной дозой фактора и гомозиготной формой, которая полностью лишена фактора. В качестве примера можно привести цветки примулы и андалузских кур. Тем не менее, эти промежуточные соединения производят только чистые гаметы, о чем свидетельствует тот факт, что чистые родительские типы появляются в определенной доле их потомства. В подобных случаях существует лишь один промежуточный тип, и простое соотношение, в котором проявляются эта и две гомозиготные формы, делает интерпретацию очевидной. Но природа поколения F_2 может быть гораздо более сложной, и там, где мы имеем дело с факторами, которые взаимодействуют друг с другом, может даже возникнуть видимость ряда промежуточных форм, переходящих от состояния, обнаруженного у одного из первоначальных родителей, к состоянию, имевшему место у другого. В качестве иллюстрации мы можем рассмотреть помесь бурого леггорна и шелковистой домашней птицы, с которой мы уже имели дело в связи с наследованием пола. Потомство шелковистой курицы, скрещенной с коричневым леггорном, у птиц обоих полов имеет лишь незначительную Шелковистую пигментацию. Но когда таких птиц разводят вместе, они производят поколение, состоящее из цыплят с такой же глубокой пигментацией, как у первоначального Шелковистого родителя, цыплят, лишенных пигмента, как у Коричневого леггорна, и цыплят, у которых пигментация проявляется на различных промежуточных стадиях. Действительно, из сотни цыплят, выведенных таким способом, можно было бы отобрать несколько особей и расположить их в кажущуюся непрерывной серию с постепенно увеличивающейся пигментацией, с полностью непигментированными на одном конце и наиболее глубоко пигментированными на другом. Тем не менее, это тот случай, когда требуется полное разделение различных

FPI fPI ♀	FPI fPI ♀	FPI fpi ♀	FPI fpi ♀
Fpi fPI ♀	Fpi fPI ♀	Fpi fPI ♀	Fpi fpi ♀
fPI fPI ♂	fPI fPI ♂	fPI fpi ♂	fPI fpi ♂
fpi fPI ♂	fpi fPI ♂	fpi fpi ♂	fpi fpi ♂

факторов

Рис.

28.

Диаграмма, иллюстрирующая природу и состав F_2 поколений, происходящих от скрещивания шелковистой курицы с коричневым петухом Леггорн. Место, и, по-видимому, непрерывный ряд промежуточных звеньев является результатом взаимодействия различных факторов друг с другом. Конституция F_1 ♂ - это $ffPpli$, и такая птица производит в равных количествах четыре вида гамет fPI , fPi , fpl , fpi . Конституцией F_1 ♀ в данном случае является $FfPpli$. Из-за отталкивания между F и I она производит четыре вида гамет FPI , Fpi , fPI , fpi , и производит их в равных количествах. Результат объединения двух таких серий гамет показан на рис. 28. Из шестнадцати сформированных типов зигот одна ($FfPPIi$) является гомозиготной по фактору пигментации и не содержит фактора-ингибитора. Такая птица имеет такую же глубокую пигментацию, как и чистый Шелковистый родитель. Два, опять же, содержат разовую дозу P в отсутствие I . Они почти такие же темные, как чистый Шелк. Четыре зиготы лишены P , хотя они могут содержать I , а могут и не содержать. Эти птицы полностью лишены пигмента, как Коричневый леггорн. Остальные девять зигот демонстрируют различные комбинации двух факторов P и I , являясь либо $PPli$, $PPiI$, $PpII$, либо $Ppli$, и в каждом из этих случаев пигмент более или менее интенсивный в зависимости от конституции птицы. Таким образом, птица телосложения $PPli$ приближается по пигментации к птице телосложения $Ppii$, в то время как у птицы телосложения $PpII$ пигмента ненамного больше, чем у непигментированной птицы. Таким образом, мы имеем семь различных степеней пигментации, и этот ряд еще более усложняется тем фактом, что эти различные степени проявляют довольно разное количество пигментации в зависимости от того, встречается ли она у самца или самки птицы, поскольку, вообще говоря, самка данной категории проявляет гораздо больше пигментации, чем соответствующий самец. Изучение ряда птиц, выведенных таким способом, вполне могло бы привести к мысли, что в данном случае мы имеем дело с признаком, который мог как бы распадаться, давая непрерывный ряд промежуточных форм между двумя крайностями. При постоянной обработке больших чисел становится возможным распознавать большинство различных оценок, хотя даже в этом случае возможны ошибки. Тем не менее, как убедительно показали селекционные тесты, мы имеем дело всего лишь с двумя взаимодействующими факторами, которые четко отделяются друг от друга в соответствии со строгим правилом Менделя. Подход к непрерывности вариации, демонстрируемый поколением F_2 , зависит от того факта, что эти два фактора взаимодействуют друг с другом, причем в разной степени, в зависимости от того, находится ли зигота для одного или другого, или для обоих из них в гомозиготном или гетерозиготном состоянии. Более того, некоторые из этих промежуточных продуктов будут размножаться в соответствии с промежуточным состоянием пигментации. Самец телосложения $ffPPII$ при скрещивании с самками телосложения $FfPPIi$ будет производить только самцов, подобных ему, и самок, похожих на родительницу по материнской линии. Мы рассмотрели этот случай несколько подробнее, поскольку существование семейств, демонстрирующих серию промежуточных стадий между двумя признаками, иногда выдвигалось в противовес точке зрения, согласно которой признаки организмов зависят от специфических факторов,

которые передаются в соответствии с правилом Менделя. Но, как ясно показывает этот случай с птицеводством, ни существование такого непрерывного ряда промежуточных продуктов, ни тот факт, что некоторые из них могут размножаться в соответствии с промежуточными условиями, несовместимы с менделевским принципом разделения.

В связи с промежуточными продуктами более убедительным возражением против менделевской точки зрения является случай первого скрещивания двух определенных разновидностей, отныне размножающихся верно. Случай, который, естественно, придет в голову читателю, - это случай с мулатом, который является результатом помеси негра с белым. Согласно общему мнению, эти мулаты с промежуточной пигментацией продолжают производить мулаток. К сожалению, этот интересный случай никогда не подвергался критическому исследованию, и утверждение о том, что мулаты размножаются правильно, почти полностью основывается на информации, которая является общей и часто расплывчатой. Возможно, что наследование пигментации кожи в данном случае является подлинным исключением из обычного правила, но в то же время не следует забывать, что это может быть случай, в котором задействовано несколько взаимодействующих факторов, и что чисто белый и чисто черный цвета являются результатом комбинаций, которые из-за их редкости склонны упускаться из виду. Но до тех пор, пока мы не будем располагать точной информацией, невозможно с уверенностью сказать о характере наследования в данном случае.

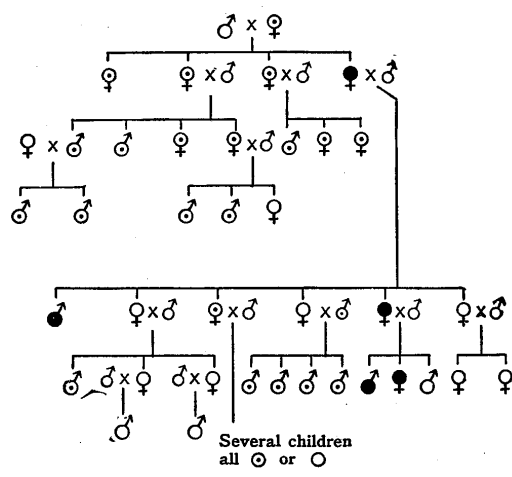


Рис. 29.

Родословная семьи, произошедшей от помеси индуса и европейца. Черными знаками обозначены лица, смуглые, как обычные индусы. Простые знаки обозначают довольно честные члены, в то время как знаки с точкой в центре являются промежуточными.

С другой стороны, из-за скрещивания темно-пигментированных восточных рас и белых сегрегация, по-видимому, происходит в последующих поколениях. Можно найти семьи, в которых один родитель - чистокровный белый, в то время как другой произошел от скрещивания темного и светлого в первом или каком-то последующем поколении. В таких семьях могут быть дети, неотличимые от чистокровных блондинов, а также дети очень темных и промежуточных оттенков. В качестве примера я могу привести следующую родословную, которую любезно передал мне один англо-индийский друг (рис. 29). Семья проживала в Англии на протяжении нескольких поколений, так что в данном случае не могло быть и речи о дальнейшей примеси черного. Наиболее примечательным является

происхождение от очень темной леди, вышедшей замуж за белого мужчину. Некоторые дети были среднего цвета кожи, но двое были белокожими, а двое смуглыми, как темнокожие индусы. Это резкое разделение черных и белых в дополнение к промежуточным звеньям убедительно свидетельствует о том, что природа наследования является менделевской, хотя это может быть осложнено существованием нескольких факторов, которые также могут реагировать друг на друга. Также не следует забывать, что в той мере, в какой затрагиваются эти различные факторы, сами белые могут отличаться по телосложению, не проявляя никаких следов этого на своем внешнем виде. Прежде чем дело можно будет считать урегулированным, все эти различные возможности должны быть определенно проверены. В отношении темнокожих восточных рас, как и в случае с неграми, мы не можем надеяться прийти к какому-либо заключению, пока у нас не будет доказательств, собранных критически настроенными и компетентными наблюдателями.

Хотя в настоящее время мы должны считать случай с негром недоказанным, тем не менее есть два других случая, в которых наследственность, по-видимому, не соответствует правилу Менделя. Касл из Америки скрестил вислоухого кролика с нормальной формой и обнаружил, что животные F_1 были промежуточными по отношению к своим ушам. И последующий эксперимент показал, что в целом они размножались в соответствии с этим промежуточным условием. Другой случай относится к чешуекрылым. Пестрая лесная бабочка (*Pararge egeria*) имеет южную форму, которая отличается от северной большей яркостью и глубиной желто-коричневых отметин. Северная форма обычно обозначается как var. *эгериады*. Бейтсон скрестил южную форму с юга Франции с более бледной британской формой и обнаружил, что потомство было более или менее промежуточного окраса и что в последующих поколениях родительские типы не повторялись. Эти случаи в настоящее время являются единичными. Возможно, что дальнейшие исследования могут выявить осложнения, которые маскируют или вмешиваются в основной процесс сегрегации. Или, возможно, сегрегация не происходит по какой-то определенной физиологической причине, которую в настоящее время мы не понимаем.

И здесь невозможно не вспомнить собственные опыты Менделя с Бражником (*Hieracium*). Этот род растений демонстрирует необычайное изобилие форм, отличающихся друг от друга иногда одним признаком, иногда несколькими. Вопрос о том, в какой степени эти многочисленные формы следует классифицировать как отдельные виды, в какой степени как разновидности и в какой степени как продукты случайной гибридизации, даже в то время был источником острых споров среди ботаников. Нет никаких сомнений в том, что Мендель проводил свои эксперименты на бражнике в надежде, что концепция единичных признаков, столь блестяще продемонстрированная для гороха, послужит объяснению огромного разнообразия форм среди иерархий. Из-за крошечного размера своих соцветий эти растения создают очень значительные технические трудности на пути перекрестного оплодотворения. Однако благодаря большому упорству и труду Менделю удалось получить несколько скрещиваний между различными формами. Эти гибриды были выведены, и от них произошло следующее поколение, и, без сомнения, к некоторому огорчению Менделя, каждый из них оказался пригодным для размножения. Здесь полностью отсутствовало то разделение признаков, которое, как он показал, существует в горохе и фасоли и которое, вероятно, с некоторой уверенностью ожидал обнаружить в *Hieracium*. Прошло более тридцати лет, прежде чем этот вопрос был прояснен. Сегодня мы знаем, что своеобразное поведение гибридных иерархий обусловлено тем фактом, что они обычно дают семена в результате своеобразного процесса партеногенеза. Можно взять нераскрывшийся цветок и бритвой срезать все мужские органы вместе с рыльцами, через которые пыльца достигает

семяпочек. Цветок, тем не менее, дает совершенно хорошие семена. Но клетки, из которых развиваются семена, не имеют той же природы, что и нормальные семяпочки растения. Они не являются гаметам, но сохраняют двойную структуру материнских клеток. Их скорее следует рассматривать как бутоны, которые рано отделяются от родительского стебля, чтобы вести независимое существование, и, подобно бутонам, они в точности воспроизводят материнские характеристики. Открытие истинной природы этого случая стало возможным только благодаря развитию цитологии, и Менделю не было дано прожить достаточно долго, чтобы понять, почему все его гибридные иерации были выведены правильно.

ГЛАВА XIII

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ

Благодаря фактам наследственности мы пришли к новой концепции личности. До сих пор мы привыкли различать представителей семейства кроликовых, подобного тому, что изображено на рисунке I. приписывая каждому индивидуальность и используя определенные внешние признаки, такие как цвет шерсти или отметины, как удобные внешние знаки для выражения нашей идеи о том, что индивидуальность этих разных животных различна. Помимо этого, наши представления о том, что составляло индивидуальность в каждом конкретном случае, были в лучшем случае весьма расплывчатыми. Менделевский анализ предоставил в наши руки более точный метод оценки и выражения различий, которые можно обнаружить между одним индивидуумом и другим. Вместо того чтобы смотреть на индивида как на целое, которое каким-то смутным образом наделено индивидуальностью, отличающей его от себе подобных, мы теперь рассматриваем его как организм, построенный из определенных признаков, наложенных на основу, за пределы которой в данный момент наш анализ нас не выведет. Мы начали понимать, что у каждого индивидуума есть определенная архитектура, и что эта архитектура зависит в первую очередь от количества и разнообразия факторов, которые существовали в двух гаметах, пошедших на ее построение. В настоящее время большинство видов проявляют значительную изменчивость и существуют в виде ряда, часто очень большого, более или менее четко определенных разновидностей. Насколько это огромное разнообразие может быть объяснено в терминах сравнительно небольшого числа факторов, если количество возможных форм зависит от количества факторов, которые могут присутствовать или отсутствовать?

В простом случае, когда гомозиготные и гетерозиготные состояния неотличимы по внешнему виду, число возможных форм равно 2, возведенное в степень числа соответствующих факторов. Таким образом, когда речь идет об одном факторе, существует только $2^1 = 2$ возможные формы, когда речь идет о десяти факторах, существует $2^{10} = 1024$ возможные формы, отличающиеся друг от друга не более чем десятью и не менее чем одним символом. Там, где факторы взаимодействуют друг с другом, это число, конечно, будет значительно увеличено. Если гетерозиготная форма отличается по внешнему виду от гомозиготной формы, то существуют три возможные формы, связанные с каждым фактором; для десяти таких факторов возможное количество особей было бы $3^{10} = 59\,049$; для двадцати таких факторов возможное количество разных особей было бы $3^{20} = 3$

486,784,401. Наличие или отсутствие сравнительно небольшого числа факторов у вида влечет за собой возможность огромного диапазона индивидуальных вариаций. Но каждый из этих индивидуумов обладает совершенно определенным телосложением, которое может быть определено в каждом конкретном случае обычными методами менделевского анализа. Ибо в каждом случае вариация зависит от присутствия или отсутствия определенных факторов, переносимых гаметой, из объединения которых получается индивид. И поскольку эти факторы четко выделяются в гаметах, которые образует индивид, те вариации, которые зависят от них, передаются строго в соответствии с менделевской схемой. При условии, что строение гамет остается неизменным, наследственность такой вариации не зависит от каких-либо изменений в условиях питания или окружающей среды, которые могут воздействовать на особь, производящую гаметы.

Но, как всем известно, отдельный организм, будь то растение или животное, реагирует, и часто заметно, на условия окружающей среды, в которых протекает его жизнь. Особенно это заметно, когда речь идет о таких характеристиках, как размер или вес. Больше солнечного света или более богатая почва могут означать более сильный рост растения, лучшее питание может привести к более прекрасному животному, превосходное образование может привести к появлению более умного человека. Но хотя изменившиеся условия оказывают прямое воздействие на особь, у нас нет неоспоримых доказательств того, что такие изменения связаны с изменениями в природе гамет, которые производит особь. А без этого такие вариации не могут быть увековечены посредством наследственности, но условия, которые производят этот эффект, всегда должны обновляться в каждом последующем поколении. Таким образом, мы приходим к выводу, что существуют два вида вариаций: те, которые обусловлены присутствием специфических факторов в организме, и те, которые обусловлены прямым воздействием окружающей среды в течение его жизни. Первые известны как *мутации* и наследуются в соответствии с менделевской схемой; вторые были названы *флуктуациями*, и в настоящее время у нас нет веских оснований предполагать, что они когда-либо наследуются. Ибо, хотя могут быть найдены случаи, когда эффекты, произведенные в течение жизни индивида, по-видимому, влияют на потомство, это не обязательно связано с наследственностью. Таким образом, растения, которые плохо питаются и выращиваются в неблагоприятных условиях, могут дать семена, из которых вырастут растения меньшего размера, чем обычные, хотя и выращенные в наиболее благоприятных условиях. Естественно приписать меньший размер потомства условиям, в которых росли родители, и нет никаких сомнений, что мы были бы совершенно правы, поступая таким образом. Тем не менее, это не обязательно должно иметь ничего общего с наследственностью. Как мы уже указывали, семя - это личиночное растение, которое получает питание от матери. На размер потомства влияет то, что плохо питавшийся родитель создал для молодого растения плохую среду обитания, а не то, что гаметы родителя были изменены из-за неблагоприятных условий, в которых оно росло. Родитель в данном случае является не только производителем гамет, но и частью окружающей среды молодого растения, и именно в этом последнем качестве он влияет на свое потомство. Везде, где, как у растений и млекопитающих, организм паразитирует на матери на ранних стадиях своего развития, состояние питания последней почти наверняка повлияет на него, и таким образом создается видимость передаваемой слабости или энергии. Такая связь между матерью и потомством зависит исключительно от окружающей среды, и нельзя слишком сильно подчеркивать, что она не имеет ничего общего с обычным процессом наследственности.

Различие между этими двумя видами вариаций, столь совершенно различными по своей причинности, позволяет получить более четкое представление о процессе эволюции, чем то, которое было распространено в последнее время. Как давным-давно понял Дарвин, любая теория эволюции должна основываться на фактах наследственности и изменчивости. Эволюция происходит только за счет выживания одних вариаций и устранения других. Но чтобы иметь какое-либо значение в эволюционном изменении, вариация должна быть унаследована. А чтобы быть унаследованной, она должна быть представлена в гаметах. Это, как мы видели, относится к тем вариациям, которые мы называли мутациями. С другой стороны, для наследования флуктуаций, вариаций, возникающих в результате прямого воздействия окружающей среды на индивида, нет неоспоримых доказательств. Следовательно, у нас нет оснований рассматривать их как играющих какую-либо роль в производстве той последовательности временно устойчивых форм, которую мы называем эволюцией. В свете наших нынешних знаний мы должны рассматривать мутацию как основу эволюции — как материал, над которым работает естественный отбор. Ибо это единственная форма вариации, о наследственности которой у нас есть какие-либо определенные знания.

Очевидно, что такой взгляд на процесс эволюции в некоторых отношениях расходится с тем, которого обычно придерживались в течение последних полувека. Там нам была дана концепция абстрактного типа, представляющего вид, и от нее большинство особей разошлись в различных направлениях, хотя, вообще говоря, лишь в очень малой степени. Предполагалось, что любая вариация, какой бы незначительной она ни была, может иметь селекционное значение, то есть может быть передана потомству. Некоторые из них обладали бы им в меньшей, а некоторые - в большей степени, чем родитель. Если бы вариация была полезной, те, кто обладает ею в несколько большей степени, были бы предпочтены действием естественного отбора за счет своих менее удачливых собратьев и оставили бы большее количество потомства, из которых некоторые обладали ею в еще более заметной степени, чем они сами. И так будет продолжаться. Процесс был кумулятивным. Малейшее отклонение в благоприятном направлении давало естественному отбору отправную точку для работы. Благодаря непрерывному действию естественного отбора на каждое последующее поколение полезная вариация постепенно развивалась, пока, наконец, не достигла величины специфического различия. Если бы в таком случае было возможно иметь перед нами все формы, они представляли бы собой длинный ряд, незаметно переходящий от одной крайности к другой.

Исходя из этой точки зрения, делаются два предположения, вполне естественных в отсутствие какого-либо точного знания природы наследственности и изменчивости. Предполагалось, во-первых, что вариация была непрерывным процессом, и, во-вторых, что любая вариация могла передаваться потомству. Впоследствии было показано, что оба эти предположения необоснованны. Еще до того, как работа Менделя стала известна, Бейтсон начал привлекать внимание к преобладанию прерывистости в вариации, а несколько лет спустя это было подчеркнуто голландским ботаником Хьюго де Фриз в его большой работе по *Теории мутаций*. Фермент новых идей уже действовал в растворе, и под влиянием работы Менделя они быстро выкристаллизовались. С появлением наследственности как определенной науки мы были вынуждены пересмотреть наши взгляды относительно природы изменчивости и, следовательно, в некоторых отношениях относительно направления эволюции. Наследуемая вариабельность имеет определенную основу в гамете, и, следовательно, именно в гамете, а не в индивидууме, мы должны искать инициацию этого процесса. Где-то в процессе их производства добавляется или удаляется фактор, удалению

или добавлению которого обязана своим существованием новая вариация. Новая вариация возникает в результате внезапного шага, а не в результате процесса постепенного и почти незаметного увеличения. Она не непрерывна, а прерывиста, потому что основана на присутствии или отсутствии какого-то определенного фактора или факторов — на прерывистости в гаметах, из которых она произошла. После формирования его дальнейшее существование зависит от решения естественного отбора. Если это имеет значение в борьбе за существование, естественный отбор решит, что те, кто им обладает, должны иметь больше шансов выжить и оставить потомство, чем те, кто им не обладает. Если это вредно для особи, естественный отбор вскоре приведет к ее устранению. Но если новая вариация не является ни вредной, ни полезной, то, по-видимому, нет причин, почему она не должна сохраняться.

Таким образом, мы избегаем трудностей, с которыми сталкивался старый взгляд. Ибо с этой точки зрения никакой новый признак не мог быть развит иначе, как путем накопления мельчайших вариаций под действием естественного отбора. Следовательно, любой признак, обнаруживаемый у животных и растений, должен предполагаться приносящим определенную пользу индивиду. В противном случае он не мог бы развиваться в результате действия естественного отбора. Но есть множество персонажей, которым чрезвычайно трудно приписать какую-либо полезность, и изобретательность сторонников этой точки зрения часто подвергалась суровому испытанию, чтобы объяснить их существование. На более современный взгляд, этой трудности можно избежать. Происхождение новой вариации не зависит от естественного отбора, и при условии, что она не является непосредственно вредной, нет причин, по которым она не должна сохраняться. Таким образом, мы освобождаемся от бремени обнаружения утилитарных мотивов, стоящих за всеми многочисленными признаками живых организмов. Поскольку теперь мы признаем, что функцией естественного отбора является отбор, а не созидание. Это не имеет ничего общего с формированием новой разновидности. Это просто решает, выживет ли она или будет уничтожена.

Одним из аргументов, используемых сторонниками более старой точки зрения, является аргумент, взятый из исследования адаптации. Животные и растения, как правило, удивительно хорошо приспособлены к жизни, которую навязывает им окружение, и в некоторых случаях эта адаптация чрезвычайно поразительна. Особенно это верно во многих случаях так называемой защитной окраски, когда животное становится настолько похожим на свое окружение, что можно обоснованно предположить, что оно способно обмануть даже самого зоркого врага. Конечно, нам говорят, что такая совершенная адаптация вряд ли могла возникнуть в результате простого выживания случайных видов спорта. Наверняка должна быть какая-то направляющая рука, придающая виду требуемую форму. Аргумент старый. Для Джона Рэя этой направляющей рукой была высшая мудрость Творца: для современного дарвиниста это Естественный отбор, контролирующий направление вариации. Менделизм, безусловно, не предлагает никаких предположений о какой-либо такой управляющей силе. Он интерпретирует вариации живых форм в терминах определенных физиологических факторов, а разнообразие животного и растительного мира обусловлено приобретением или потерей этих факторов, возникновением новых или новыми комбинациями среди уже существующих. Нет также никаких веских оснований против предположения, что даже самые замечательные случаи сходства, такие как у листового насекомого, могли возникнуть в результате процесса мутации. Опыт общения с домашними растениями и животными показывает, что самые причудливые формы могут возникать в виде спорта и увековечиваться. Если бы таким формам, возникающим в

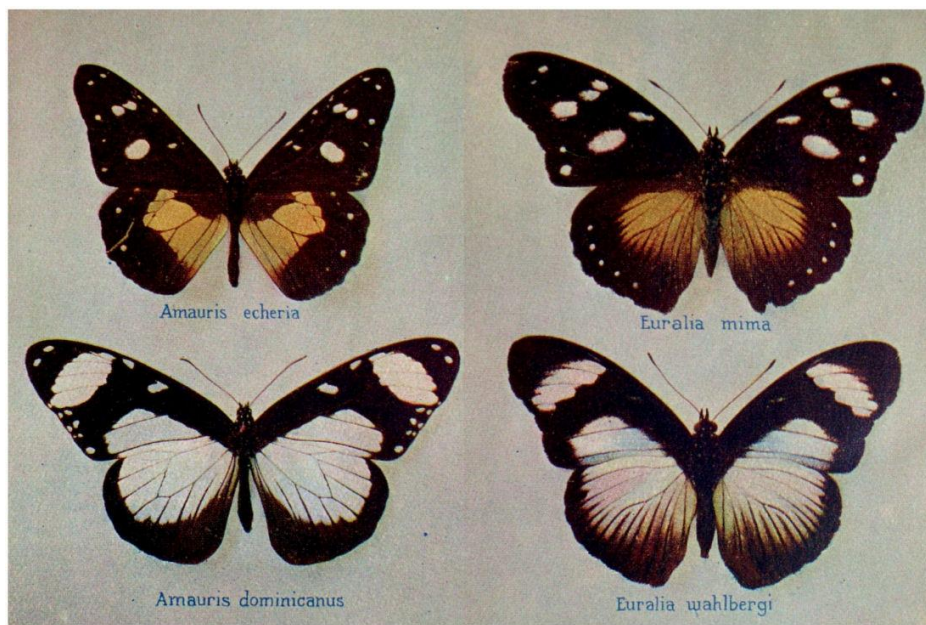
естественных условиях, естественный отбор отдавал предпочтение благодаря сходству с чем-либо в окружающей их среде, мы получили бы поразительный случай защитной адаптации. И здесь не следует забывать, что те поразительные случаи, к которым обычно привлекается наше внимание, представляют собой лишь очень незначительное меньшинство существующих форм жизни.

Для этой особой группы адаптационных феноменов, классифицируемых под названием мимикрия, менделизм, по-видимому, предлагает интерпретацию более простую, чем та, которая сейчас в моде. Возможно, это можно было бы более четко выразить, взяв конкретный случай. В Африке существует род бабочек *Danaine*, известный как *Amauris*, и есть основания полагать, что группа, к которой он принадлежит, обладает свойствами, которые делают его неприятным для позвоночных врагов, таких как птицы или обезьяны. В том же регионе также обнаружен род *Euralia* принадлежащий к совершенно другому семейству *Nymphalidae*, которому нет никаких доказательств приписывания неприятных свойств данайцев. Различные виды *Euralia* демонстрируют удивительно близкое сходство с видами *амори*, которые встречаются летающими в том же регионе, и предполагается, что, "имитируя" неприятные формы, они навязывают их врагам и таким образом приобретают иммунитет от нападения. Спорный момент заключается в том, каким образом было достигнуто это, казалось бы, целенаправленное сходство.

Один из видов *Euralia* встречается в двух совершенно разных формах (рис. VI), которые ранее рассматривались как отдельные виды под названиями *E. wahlbergi* и *E. mima*. Эти две формы, соответственно, напоминают *Amauris dominicanus* и *A. echeria*. В целях аргументации мы предположим, что *A. echeria* является более поздней формой из этих двух. С современной дарвиновской точки зрения, некоторые особи *A. dominicanus* постепенно отклонялись от типа *dominicanus* и в конечном итоге достигли типа *echeria*, хотя почему это должно было произойти, кажется неясным. В то же время те экземпляры, которые имели тенденцию изменяться в сторону *A. echeria* в местах, где этот вид был более распространен, чем *A. dominicanus*, поощрялись естественным отбором, и под его руководством форма *мима* в конечном итоге произошла от *уолберги*.

Согласно менделевским взглядам, с другой стороны, *A. echeria* внезапно произошел от *A. dominicanus* (или *наоборот*), и точно так же *мима* внезапно произошел от *уолберги*. Если бы *мима* встречалась там, где *A. echeria* была обычной, а *A. dominicanus* была редкой, ее сходство с более распространенной формой, вызывающей отвращение, дало бы ей преимущество перед *wahlbergi* и позволило бы ей утвердиться на месте последней. Согласно современной дарвиновской точке зрения, естественный отбор постепенно формирует *формумимауолберга* из-за присутствия *A. echeria*; согласно менделевской точке зрения, естественный отбор просто сохраняет форму *мима*, когда она уже возникла. Этот случай мимикрии представляет особый интерес, потому что у нас есть экспериментальные доказательства того, что связь между *мимой* и *уолберги* является простой менделевской, хотя в настоящее время неясно, какая из форм является доминантной, а какая - рецессивной. Было доказано, что эти два вида встречаются в семьях, выведенных от одной и той же самки, без каких-либо промежуточных звеньев, и тот факт, что они четко разделяются, является убедительным доказательством в пользу менделевской точки зрения. С этой точки зрения, роды *Amauris* и *Euralia* содержат сходный набор факторов паттерна, и условия, какими бы они ни были, которые вызывают мутацию в первом, приводят к возникновению аналогичной мутации во втором. Из различных форм *Euralia*, произрастающих в любом регионе, эта имеет наилучшие шансы на выживание благодаря действию естественного отбора, который напоминает наиболее многочисленную форму *амори*. Миметическое

сходство - это истинное явление, но естественный отбор играет роль консерватора, а не формирующего фактора.



ТАБЛИЧКА VI.

Интересно вспомнить, что в прежние годы Дарвин был склонен придавать большее значение "спорту" в противоположность непрерывным мельчайшим вариациям и полагать, что они могут сыграть немалую роль в образовании новых разновидностей в природе. Однако позже он отказался от этой точки зрения, поскольку считал, что относительно редкий вид спорта или мутация быстро исчезнут из-за подавляющего эффекта скрещивания с более распространенной нормальной формой, и поэтому, даже несмотря на благоприятствование естественного отбора, им никогда не удастся утвердиться. Открытие Менделя устранило эту трудность. Предположим, что спорт отличался от обычного потерей фактора и был рецессивным. При скрещивании с нормальным этот признак, по-видимому, исчез бы, хотя, конечно, половина гамет его потомства несла бы его. При постоянном скрещивании с нормальными особями небольшая доля гетерозигот в конечном итоге была бы рассеяна по популяции, и как только любые две из них спарились бы вместе, рецессивный вид спорта появился бы у одной четверти их потомства.

Наводящий на размышления вклад в эту тему недавно внес Г. Х. Харди. Рассматривая распределение единственного фактора в смешанной популяции, состоящей из гетерозиготной и двух гомозиготных форм, он показал, что такая популяция, размножающаяся случайным образом, быстро приходит в стабильное состояние в отношении пропорции этих трех форм, какой бы ни была пропорция трех форм для начала. Предположим, например, что популяция состоит из p гомозигот одного вида, r гомозигот другого вида и $2q$ гетерозигот. Харди указал, что при прочих равных условиях такая совокупность будет находиться в равновесии по этому конкретному фактору до тех пор, пока выполняется условие $q^2 = pr$. Если это условие выполняется с самого начала, популяция остается в равновесии. Если условие не выполняется с самого начала, Харди показал, что положение равновесия устанавливается после одного поколения и что это положение впоследствии сохраняется. Пропорции трех классов, удовлетворяющих уравнению $q^2 = pr$, чрезвычайно многочисленны, и популяции, в которых они существовали в пропорциях, показанных в прилагаемой таблице, оставались бы в устойчивом равновесии поколение за поколение:—

n .	2 кв.	r .
1	2	1
1	4	4
1	6	9
1	8	16
1	20 000	100 000 000
1	$2n$	n^2

Это, конечно, предполагает, что все три класса одинаково плодовиты и что ни одна форма отбора не приносит пользы одному классу больше, чем другому. Более того, не имеет значения, представляет ли p гомозиготных доминантов или обозначает рецессивные. Популяция, содержащая очень небольшую долю доминантов, и популяция, содержащая аналогичную долю рецессивов, одинаково стабильны. Термин "доминантный" в некоторых отношениях может ввести в заблуждение, поскольку доминантный признак не может в силу своего доминирования утвердиться за счет рецессивного. Карие глаза у человека преобладают над голубыми, но нет оснований предполагать, что с годами население этих островов будет становиться все более кареглазым. При равенстве условий оба находятся в равном положении. Однако, если отбор отдает предпочтение либо доминантному, либо рецессивному типу, условия изменяются, и можно показать, что даже небольшое преимущество, которым обладает один, быстро приведет к устранению другого. Даже при 5-процентном преимуществе отбора в его пользу можно показать, что редкий вид спорта вытеснит обычную форму через несколько сотен поколений. Таким образом, мы освобождаемся от трудности, присущей более старой точке зрения, согласно которой разновидности возникли в результате длительного процесса, включающего накопление очень незначительных вариаций. С этой точки зрения создание нового типа по необходимости было очень долгим и утомительным делом, включавшим в себя многие тысячи поколений. По этой причине биолог привык требовать очень большого запаса времени, часто гораздо большего, чем физик расположен предоставить, и это иногда приводило его к тому, что он упрекал последнего в прекращении этого запаса. Однако при более новых взглядах эта трудность не должна возникать, поскольку мы понимаем, что возникновение и установление новой формы может быть гораздо более быстрым процессом, чем считалось возможным до сих пор.

Последний вопрос, касающийся эволюции. Насколько менделизм помогает нам в решении проблемы происхождения видов? Среди растений и животных, с которыми мы имели дело, мы смогли показать, что отчетливые различия, часто значительные, в цвете, размере и структуре, могут быть интерпретированы в терминах менделевских коэффициентов. Не исключено, что большинство различных признаков, которые систематик использует для отличия одного вида от другого, так называемых специфических признаков, имеют именно эту природу. Они служат удобными ярлыками, но не являются существенными для концепции видов. Систематик, давший определение дикому душистому горошку, вряд ли

мог не включить в свое определение такие признаки, как лежащая форма, усики, форма пыльца, форма цветка и его пурпурная окраска. Однако было доказано, что все эти и другие признаки зависят от наличия определенных факторов, которые могут быть устранены соответствующим скрещиванием. Таким способом мы можем получить небольшое растение высотой в несколько дюймов с прямостоячей формой роста, без усиков, с круглой, а не продолговатой пыльцой и с бесцветными деформированными цветками, совершенно отличающимися по внешнему виду от цветков дикой формы. Такое растение размножалось бы совершенно верно, и ботаник, которому оно было подарено, если бы не знал о его происхождении, мог бы легко отнести его к другому роду. Тем не менее, несмотря на столь значительные различия в строении, такое растение все же следует рассматривать как принадлежащее к виду *Lathyrus odoratus*. Ведь он по-прежнему остается плодородным для множества различных сортов душистого горошка. Не видно признаков, которые составляют существенное различие между одним видом и другим. Существенное различие, каким бы оно ни было, заключается в том, что лежит в основе феномена бесплодия. Видимые атрибуты - это те, которые используются систематиком при составлении каталога различных форм животной и растительной жизни, поскольку у него нет другого выбора. Но не следует забывать, что они часто вводят в заблуждение. До тех пор, пока их не скрестили вместе, *Eurulia wahlbergi* и *E. mima* считались совершенно допустимыми видами, и нет никаких сомнений в том, что количество признанных видов в конечном итоге уменьшится таким же образом, как только мы сможем применить тест селекции. Менделизм помог нам осознать, что специфические признаки могут быть лишь случайными для вида — что истинным критерием того, что составляет вид, является стерильность, и та особая форма стерильности, которая не позволяет двум здоровым гаметам при объединении произвести зиготу с нормальными способностями роста и размножения. Ибо существуют формы стерильности, которые являются чисто механическими. Пыльца *Mirabilis jalapa* не может оплодотворить *M. longiflora*, потому что пыльцевые трубки первого недостаточно длинные, чтобы проникнуть в семяпочки второго. Гибриды, тем не менее, могут быть получены от реципрокного скрещивания. Мы также не должны ожидать потомства от сенбернара и той-терьера, не прибегая к искусственному оплодотворению. Или бесплодие может быть вызвано патологическими причинами, которые препятствуют встрече гамет друг с другом в здоровом состоянии. Но в большинстве случаев вероятно, что бесплодие вызвано какой-то другой причиной. Не исключено, что определенные различия в химическом составе делают протоплазму одного вида токсичной для гамет другого, и если это так, то не исключено, что когда-нибудь мы сможем выразить эти различия в терминах менделевских коэффициентов. Сама природа этого случая делает его чрезвычайно сложным для экспериментального исследования. Во всяком случае, мы более ясно, чем прежде, осознаем, что проблема видов - это не та проблема, которая может быть решена путем изучения морфологии или систематики. Это проблема физиологии.

ГЛАВА XIV

ЭКОНОМИЧНЫЙ

Поскольку наследственность лежит в основе работы селекционера, очевидно, что любой вклад в более точное знание этого предмета должен оказаться полезным для него, и нет никаких сомнений в том, что он сможет воспользоваться знаниями Менделя при

проведении своих операций. Действительно, как мы увидим позже, эти идеи уже привели к поразительным результатам в выведении новых и более прибыльных сортов. Во-первых, наследственность - это вопрос индивидуумов. Идентичность внешнего вида не является надежным ориентиром для определения репродуктивных качеств. Две особи, одинаково выведенные и неотличимые по внешней форме, тем не менее, могут вести себя совершенно по-разному при разведении от. Возьмем, к примеру, семейство душистого горошка, показанное на рисунке IV. Поколение F_2 здесь состоит из семи различных типов, трех сортов пурпурного, трех сортов красного и белого. Предположим, что наша цель - получить настоящий селекционный штамм бледно-фиолетовой формы пикоти. Теперь, исходя из пропорций, в которых они получаются, мы знаем, что разбавленный цвет происходит из-за отсутствия фактора, усиливающего цвет. Следовательно, пикотея не может отбрасывать два более глубоких оттенка красного или фиолетового. Но он может быть гетерозиготным по пурпурному фактору, когда он будет выделять разбавленный красный (слегка окрашенный белый), или он может быть гетерозиготным по одному или обоим из двух цветовых факторов (см. стр. 44), и в этом случае он будет выделять белый. Следовательно, из пикоти, входящих в такое семейство, одни будут давать пикоти, окрашенные в белый цвет, и только белые, другие будут давать пикоти и только окрашенные в белый цвет, третьи будут давать только пикоти и только белые, в то время как третьи, опять же, и эти наименее многочисленные, не будут давать ничего, кроме пикоти. Новый сорт уже закрепился в определенной доле растений; в данном конкретном случае в 1 из каждых 27. Все, что остается сделать, это отобрать эти растения. Поскольку все пикотеи выглядят одинаково, какими бы ни были их способности к размножению, единственный способ добиться этого - сохранить семена от нескольких таких растений *по отдельности* и вырастить следующее поколение. Будет установлено, что некоторые из них пригодны для размножения. Затем сорт устанавливается и может быть сразу же выпущен на рынок с полной уверенностью, что в дальнейшем он не породит ни одной из других форм. Самое главное - сохранить и посеять семена отдельных особей по отдельности. Какими бы похожими они ни были, семена от разных особей ни в коем случае нельзя смешивать. При условии соблюдения должной осторожности в этом отношении не требуется длительного и утомительного процесса отбора для выведения какого-либо данного сорта. Каждая возможная разновидность, возникающая в результате скрещивания, появляется в поколении F_2 , если только получено достаточное количество, и из всех этих различных разновидностей определенная доля каждой уже установлена. Наследственность - это вопрос индивидуумов, и признание этого сэкономит селекционеру много труда и позволит ему вывести свои сорта в кратчайшие возможные сроки.

Такие случаи, как с душистым горошком, проливают новый свет на другую концепцию селекционера - концепцию чистоты типа. До сих пор критерием "чистокровности" предмета, будь то растение или животное, была его родословная, и индивид считался более или менее чистокровным по данному качеству в зависимости от того, мог ли он показать более длинный или короткий список предков, обладавших этим качеством. Сегодня мы понимаем, что это несущественно. Чистокровный пикоти появляется в нашем семействе F_2 , хотя его родоначальником был пурпурный биколор, а его более отдаленные предки на протяжении поколений были белыми. Точно так же от скрещивания чистокровных линий черных и белых кроликов мы можем получить в F_2 поколении животных окраса дикого агутти, которые размножаются так же точно, как чистокровные дикие кролики с безупречной родословной. Истинный критерий чистокровного размножения заключается не в его происхождении, а в природе гамет, которые пошли на его создание. Всякий раз, когда две гаметы сходного строения объединяются, независимо от природы родителей, от которых

они произошли, получившаяся особь гомозиготна во всех отношениях и, следовательно, должна правильно размножаться. Отныне при решении вопросов чистоты мы должны апеллировать именно к гамете, а не к происхождению.

Улучшение, в конце концов, является ключевым моментом в деятельности селекционера. Его целью является создание сорта, который будет сочетать наибольшее количество желательных свойств с наименьшим количеством нежелательных. Это хорошее качество он должен перенять от одного сорта, то - от другого, а то - от третьего, в то же время избегая всех плохих качеств, которыми обладают эти разные сорта. Очевидно, что менделевская концепция признаков, основанная на определенных факторах, которые передаются по определенной схеме, должна сослужить ему величайшую службу. Как только эти факторы определены, их распределение взято под контроль, и они могут быть связаны друг с другом или разделены по желанию заводчика. Основная работа, связанная с этим, необходима для определения факторов, от которых зависят различные признаки. Ибо часто случается, что то, что кажется простым признаком, при анализе оказывается зависящим от одновременного присутствия нескольких различных факторов. Таким образом, малайская домашняя птица размножается с использованием гребня грецкого ореха, так же как и леггорн с использованием одиночного гребня, и при скрещивании чистых линий все потомство имеет гребни грецкого ореха. На первый взгляд было бы вполне естественно рассматривать разницу как зависящую от наличия или отсутствия какого-то одного фактора. Тем не менее, как мы уже видели, два других типа гребней, горошины и розы, появляются в поколении F_2 . Анализ показывает, что разница между грецким орехом и однопородным - это разница двух факторов, и только после того, как это будет определено, мы сможем с уверенностью перейти к передаче признаков грецкого ореха однопородной породе. Более того, в процессе анализа селекционер должен быть готов столкнуться с различными явлениями, которые мы описали под заголовками "взаимодействие факторов", "сцепление" и "отталкивание", и распознавание этих явлений, естественно, повлияет на его процедуру. Или, опять же, его эксперименты могут показать ему, что один из желаемых признаков, например, голубой цвет андалузской птицы, зависит от гетерозиготной природы особи, которая его проявляет, и если это так, то он поступит мудро, воздержавшись от любых тщетных попыток исправить это. Если это необходимо, то его нужно создавать заново в каждом поколении, и он поймет, что наиболее экономичный способ сделать это - скрестить две чистые линии, чтобы все потомство обладало желаемым признаком. Работа по анализу часто является сложным и утомительным делом. Но однажды сделанное - сделано раз и навсегда. Как только определены различные факторы, от которых зависят различные характеры человека, как только должным образом проанализирован материал, который будет использоваться, изготовление и фиксация требуемых комбинаций становится делом простых деталей.

Превосходный пример практического применения принципов Менделя дают эксперименты, которые профессор Биффен недавно провел в Кембридже. В целом английская пшеница выгодно отличается от зарубежных по своей урожайности. С другой стороны, у нее есть два серьезных недостатка. Они подвержены поражению грибом, вызывающим ржавчину, и из них не получается хорошего хлеба. Это последнее свойство зависит от количества присутствующей клейковины, и именно большая ее доля придает "твердой" иностранной пшенице то качество, благодаря которому буханка хорошо поднимается при выпечке. В течение некоторого времени считалось, что "твердая" пшеница с высоким содержанием клейкости не может быть выращена в английском климате, и, несомненно, большинство твердых сортов, импортированных для испытания, сильно испортились за очень короткое

время. Профессору Биффену удалось получить твердую пшеницу, которая сохранила свои качества при выращивании в Англии. Но, несмотря на превосходное качество зерна, с точки зрения пекаря, его урожайность была слишком низкой, чтобы его можно было выгодно выращивать в конкуренции с английской пшеницей. Как и последний, он также был подвержен ржавчине. Среди множества сортов, которые профессор Биффен собирал и выращивал для наблюдения, ему удалось найти один, который был полностью невосприимчив к атакам ржавчинного грибка, хотя в других отношениях он не обладал желательными качествами, чтобы рекомендовать его. Теперь, в результате тщательно разработанной серии исследований, он смог показать, что такие качества, как высокая урожайность, "твердость" зерна и невосприимчивость к ржавчине, могут быть выражены в терминах менделевских коэффициентов. Однажды проанализировав свой материал, остальное было сравнительно просто, и за несколько лет он смог создать сорт пшеницы, который сочетает в себе урожайность лучших английских сортов с твердостью иностранных сортов и в то же время полностью невосприимчив к ржавчине. Уже было показано, что эта пшеница сохраняет свои качества неизменными в течение нескольких лет, и нет никаких сомнений в том, что когда ее начнут выращивать в больших количествах, она окажет заметное влияние на выращивание пшеницы в Великобритании.

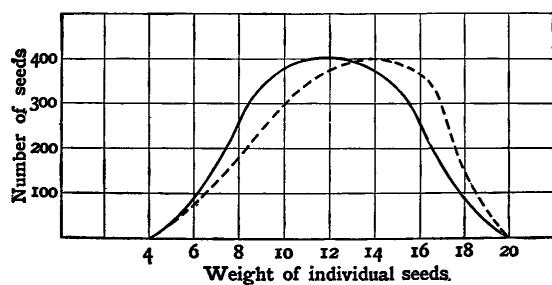


Fig. 30.

Кривые, иллюстрирующие влияние отбора.

Можно возразить, что заводчика часто интересуют небольшие различия, а не более крупные и бросающиеся в глаза. Для него не имеет большого значения, какого цвета цветок горошка - фиолетового, розового или белого. Но имеет значение, дает ли растение семена более крупные, чем обычно, или их скорее больше. Даже небольшая разница, умноженная на размер урожая, приведет к значительной разнице в прибыли. Общий опыт сеятелей и других специалистов показывает, что различия такого рода часто могут быть развиты до определенного уровня в процессе тщательного отбора в каждом поколении. На первый взгляд это кажется чем-то очень похожим на постепенное накопление мельчайших вариаций в результате непрерывного применения селективного процесса. Некоторые недавние эксперименты профессора Йоханнсена из Копенгагена представляют дело в ином свете. Одно из его исследований касается наследования веса бобов, но поскольку рассказ об этих экспериментах потребовал бы от нас рассмотрения большого количества деталей, мы можем взять простой воображаемый случай, чтобы проиллюстрировать природу выводов, к которым он пришел. Если мы взвесим количество семян, собранных с грядки таких растений, как фасоль Йоханнсена, мы обнаружим, что они значительно различались по размеру. Большинство, вероятно, не очень сильно отличалось бы от общего среднего значения, и по мере приближения к высокому или низкому экстремуму мы должны были бы обнаружить постоянно уменьшающееся число людей с таким весом. Предположим, что вес нашего семени варьировался от 4 до 20 зерен, что наибольшее количество семян было среднего веса, а именно. 12 зерен, и что по мере того, как мы переходили к любой крайности

при 4 и 20, их количество регулярно уменьшалось. Соотношение веса такой коллекции семян может быть выражено прилагаемой кривой (рис. 30). Теперь, если мы выберем для посева только то семя, вес которого превышает 12 зерен, мы обнаружим, что в следующем поколении средний вес семени увеличивается, а кривая несколько смещается вправо, как показано пунктирной линией на рис. 30. Путем непрерывного отбора мы можем немного сместить нашу кривую вправо, *т.е.* Мы можем увеличивать средний вес семян, пока, наконец, не достигнем предела, за которым дальнейший отбор не будет иметь никакого эффекта. Это явление было давно известно, и было принято рассматривать эти вариации как имеющие непрерывную природу, *т.е.* Как все случайные колебания в однородной массе, и предполагалось, что эффект отбора дает доказательство того, что небольшие непрерывные вариации могут быть увеличены этим процессом. Но результаты Йоханнсена указывают на другую интерпретацию. Вместо того, чтобы наш материал был однородным, он, вероятно, представляет собой смесь нескольких штаммов, каждый из которых имеет свой собственный средний вес, около которого изменяющиеся условия окружающей среды заставляют его колебаться. Каждый из этих штаммов называется **чистой линией**. Если мы представим, что в нашем воображаемом случае есть три такие чистые линии со средним весом 10, 12, 14 зерен соответственно, и если диапазон колебаний каждой из этих чистых линий составляет 12 зерен, то наша кривая должна быть представлена как состоящая из трех компонентов

А	колеблющийся между 4 и 16 со средним значением 10
В	" " 6 " 18 " " 12
С	" " 8 " 20 " " 14

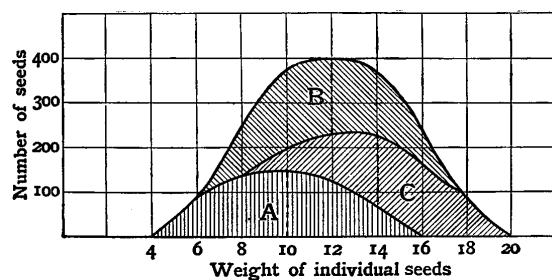


FIG. 31.

Кривые, иллюстрирующие концепцию чистых линий в популяции.

как показано на рис. 31. Семя весом 12 зерен может принадлежать к любому из этих трех сортов. Это может быть среднее семя В, или довольно крупное семя А, или довольно маленькое семя С. Если он принадлежит к В, то его потомство будет иметь в среднем 12 зерен, если к А, то в среднем 10 зерен, а если к С, то в среднем 14 зерен. Семена одинакового веса могут давать разный результат, потому что они являются колебаниями разных чистых линий. Но в пределах чистой линии любое семя, большое или маленькое, дает средний результат для этой линии. Таким образом, семя линии С весом 20 зерен даст практически тот же результат, что и семя весом 10 зерен.

Исходя из этого, мы можем понять, почему отбор самого крупного семени повышает средний вес в следующем поколении. Мы отбираем больше С и меньше А и В, и по мере того,

как этот процесс повторяется, доля С постепенно увеличивается, и мы получаем видимость отбора, действующего на постоянно меняющийся однородный материал и производящего постоянный эффект. Это связано с тем, что интервал между средним весом различных чистых линий невелик по сравнению с колебаниями окружающей среды. Тем не менее, она есть, и секрет выделения и закрепления любой из этих чистых линий, опять же, заключается в том, чтобы размножаться от индивидуума отдельно. Как только чистая линия отделена, дальнейшее выделение становится излишним.

Со времени публикации знаменитой работы Дарвина о последствиях скрещивания и самооплодотворения было общепризнано, что эффект скрещивания обычно, хотя и не всегда, заключается в придании потомству новых сил, хотя почему это должно быть так, мы совершенно затрудняемся объяснить. Напротив, продолжающееся близкое инбридинговое скрещивание в конечном итоге приводит к ухудшению качества, хотя, как и у многих самоопыляемых растений, может пройти значительное количество поколений, прежде чем это проявится в сколько-нибудь заметной степени. Прекрасное качество многих сортов овощей, выбранных семеноводами, вероятно, зависит от того факта, что они возникли в результате скрещивания всего несколько поколений назад, и возможно, что они часто вытесняют более старые сорта не потому, что они изначально были чем-то по сути лучшим, а потому, что последние постепенно ухудшались в результате непрерывного самооплодотворения. Большинство селекционеров полностью осознают полезные результаты скрещивания в том, что касается силы, но они часто не решаются приступить к нему из-за того, что, как считалось, неизбежно является длительным и трудоемким процессом восстановления исходного сорта и его повторной фиксации, даже если в процессе оно не было полностью утрачено. Эту опасность менделизм устранил, и теперь мы знаем, что, работая над этими линиями, можно за три-четыре поколения восстановить исходный сорт в фиксированном состоянии со всей дополнительной энергией, которая вытекает из скрещивания.

Проблема касается не только самооплодотворяемых растений. Растения, размножающиеся бесполом путем, часто портятся через несколько поколений, если не ввести половое поколение. Например, на рынок часто поступают новые сорта картофеля, и их превосходные качества придают им значительную популярность. От них многого ожидают, но раз за разом они разочаровывающим образом ухудшаются и теряются из виду. Не исключено, что мы имеем здесь дело со случаем, когда растения теряют свою силу после нескольких бесполом поколений размножения из клубней и могут восстановить ее только с помощью стимула, возникающего в результате интерполяции полового поколения. К сожалению, это обычно означает, что сорт теряется, поскольку из-за бессистемного способа размножения новых сортов картофеля вполне вероятно, что большинство культивируемых сортов являются сложными гетерозиготами. Если бы растение картофеля подвергалось тщательному анализу и определялись различные факторы, от которых зависят его вариации, мы были бы в состоянии постоянно переделывать любой хороший картофель, не рискуя полностью потерять его, как это часто бывает сейчас.

Применение принципов Менделя, вероятно, окажет более непосредственную услугу растениям, чем животным, поскольку из-за больших количеств, которые могут быть быстро получены от одной особи, и распространенности самооплодотворения процесс анализа значительно упрощается. Даже если отвлечься от того обстоятельства, что два пола иногда могут различаться по своей способности к передаче, сам факт их разделения затрудняет анализ их свойств. А поскольку конституция особи определяется характером и качеством ее потомства, нелегко получить эти знания там, где потомства, как и у большинства животных,

относительно немного. Тем не менее, как было подробно показано, те же принципы применимы и здесь, и нет никаких причин, по которым процесс анализа, хотя и более хлопотный, не должен осуществляться эффективно. В то же время это дает заводчику рациональную основу для некоторых знакомых, но загадочных явлений. Тот факт, например, что определенные признаки часто "пропускают поколение", является просто эффектом доминирования в F_1 и повторного появления рецессивного признака в следующем поколении. "Реверсия" и "атавизм", опять же, являются явлениями, которые больше не являются загадочными, но могут быть просто выражены в менделевских терминах, как мы уже предлагали в главе VI. Случайное появление вида спорта в предположительно чистом штамме часто связано с повторным появлением рецессивного признака. Таким образом, даже у самых высокопородных пород опрошенного крупного рогатого скота, таких как абердин-ангусская порода, иногда появляются особи с рогами. Опрошенный признак является доминирующим по отношению к рогатому, и случайное повторное появление рогатого животного связано с тем фактом, что часть опрошенного стада гетерозиготна по этому признаку. Когда две такие особи спариваются, вероятность того, что потомство будет рогатым, составляет 1 к 4. Хотя гетерозиготные особи могут быть неотличимы по внешнему виду от чистых доминантных, их можно легко разделить с помощью селекционного теста. Ибо при скрещивании с рецессивными, в данном случае рогатыми животными, чистый доминант дает только опрошенных животных, в то время как гетерозиготная особь дает равное количество опрошенных и рогатых особей. В данном конкретном случае, вероятно, было бы нецелесообразно тестировать всех коров путем скрещивания с рогатым быком. Ибо в каждом случае было бы необходимо провести опрос нескольких телят от каждого, прежде чем их можно было бы с разумной уверенностью рассматривать как чистых доминантов. Но чтобы гарантировать, что не родятся рогатые телята, достаточно использовать быка, который чистокровен по этому признаку. Это можно легко проверить, скрестив его с дюжиной или около того рогатых коров. Если он не получит от них рогатых телят, его можно рассматривать как чистого доминанта и с этого момента отдавать к его собственным коровам, будь то рогатые или опрошенные, с уверенностью, что все его телята будут опрошены.

Или, опять же, предположим, что у заводчика есть гнедая кобыла и он хочет получить от нее гнедого жеребенка. Мы знаем, что гнедой является доминантным по отношению к каштановому, и что при использовании гомозиготного гнедого жеребца должен получиться гнедой жеребенок. Таким образом, при выборе производителя заводчик должен руководствоваться предыдущими данными о животном и выбирать того, кто никогда не давал ничего, кроме гнедых, когда его ставили на гнедых или каштановых кобыл. Таким образом, он будет уверен в том, что у него будет гнедой жеребенок от своей гнедой кобылы, тогда как, если в послужном списке родителя указано, что он давал каштаны, он будет гетерозиготным, и шансы на то, что он получит гнедого или каштанового от гнедой кобылы, равны.

Не исключено, что заводчик может не желать проверять своих животных, скрещивая их с другой породой, опасаясь, что таким образом может быть нарушена их чистокровность и что влияние предыдущего скрещивания может проявиться в последующих поколениях. Например, он мог колебаться перед тестированием своих опрошенных коров путем скрещивания их с рогатым быком из-за боязни получить рогатых телят, когда коров впоследствии отдадут опрошенному быку их собственной породы. Вера в способность отца влиять на последующие поколения, или телегония, как ее иногда называют, не является чем-то необычным даже сегодня. Тем не менее, тщательно проведенные эксперименты

более чем одним компетентным наблюдателем не смогли выявить ни малейшего недвусмысленного свидетельства в пользу этой точки зрения. Пока у нас нет доказательств, основанных на экспериментах, которые можно повторить, мы можем смело игнорировать телегонию как фактор наследственности.

Гетерозиготные формы играют большую роль в разведении животных, чем растений, поскольку многие качества, к которым стремится заводчик, имеют именно эту природу. Таков синий цвет андалузской домашней птицы, и, по словам профессора Уилсона, похожий цвет у чалой короткошерстной птицы, являющейся гетерозиготной формой, полученной в результате скрещивания красного с белым. Признаки некоторых пород канареек и голубей, опять же, по-видимому, зависят от их гетерозиготной природы. Такие формы, конечно, никогда не могут быть выведены по-настоящему, и там, где речь идет о нескольких факторах, они могут при совместном скрещивании произвести лишь небольшую долю потомства, подобного им самим. Однако, как только их строение будет проанализировано и выражено в терминах факторов Менделя, могут быть созданы чистые штаммы, которые при скрещивании не дадут ничего, кроме потомства желаемой гетерозиготной формы.

Особенности, которые беспокоят заводчика, часто незначительны и не очень заметны разве что опытному глазу. Между обычным голландским кроликом и победителем, или между гребнем гамбургера, который подходит для показа, и тем, который нет, различия не очень заметны для непосвященных. В настоящее время сомнительно, поможет ли менделизм селекционеру в выведении этих более тонких растений. Возможно, эти небольшие различия передаются по наследству, например, те, которые составляют основу чистых линий Йоханнсена. В этом случае перспективы заводчика обнадеживающие. Но возможно, что вариации, которые он стремится увековечить, имеют природу флуктуаций, зависящих от более ранних условий жизни индивидуума, а не от строения гамет, с помощью которых он сформировался. Если это так, то наука о наследственности ему не поможет, поскольку мы не знаем никаких доказательств, которые могли бы навести нас на предположение, что вариации такого рода когда-либо могут стать постоянными и передаваемыми по наследству.

ГЛАВА XV

человек

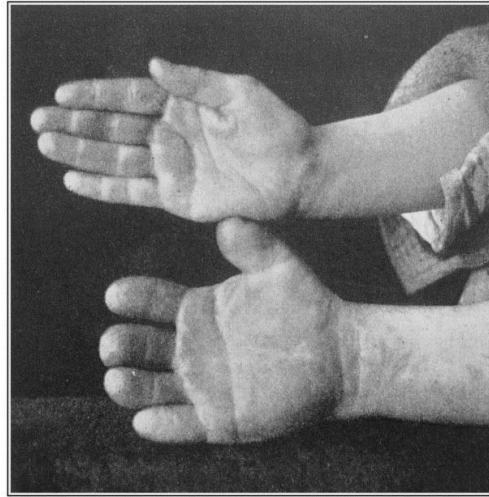


Fig. 32.

Нормальные и плечелопаточные кисти сложены вместе для сравнения. (Из Дринкуотера.)

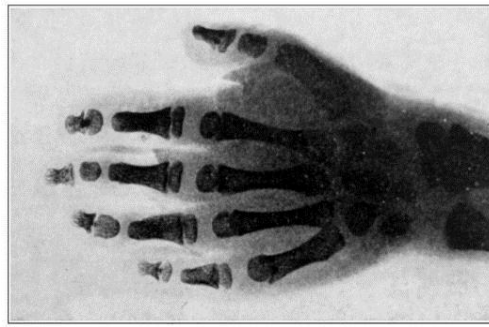


Fig. 33.

Рентгенограмма брахидактилиозной кисти.

Хотя интерес к наследственности у человека более распространен, чем у других животных, гораздо труднее получить полные и точные доказательства. Вид - это тот, у которого отличительные признаки, отделяющие особь от особи, очень многочисленны, в то время как количество потомства сравнительно невелико, а поколения разделены большим расстоянием. По этим причинам, даже если бы это было возможно, прямая экспериментальная работа с человеком, вероятно, оказалась бы утомительной и дорогостоящей. Однако существует другой метод, помимо прямого, с помощью которого можно кое-чему научиться. Это заключается в сборе всех возможных доказательств, систематизации их в виде родословных и сравнении со стандартными случаями, уже разработанными на животных и растениях. Таким образом, удалось продемонстрировать у человека существование нескольких признаков, демонстрирующих простое менделевское наследование. Поскольку мало кто, кроме врачей, до сих пор практически занимался наследственностью, те записи, которые существуют, по большей части являются записями уродств или болезней. Так получилось, что большинство родословных, доступных в настоящее время, имеют дело с признаками, которые обычно классифицируются как аномальные. В некоторых из них наследование явно менделевское. Одним из наиболее полно проработанных случаев является деформация, известная как брахидактилия. У людей с брахидактилией все тело сильно отстает в росте, а пальцы рук и ног, по-видимому, имеют только два сустава вместо трех (см. рис. 32 и 33). Наследование этой особенности было тщательно исследовано доктором Дринкуотером, который собрал все данные, которые ему

удалось найти, среди членов большой семьи, в которой это произошло. Результатом является родословная, приведенная на стр. 173. Предполагается, что все, кто зарегистрирован как имеющий потомство, были женаты на нормальных людях. Изучение родословной выявляет факты (1), что у всех пострадавших особей есть пострадавший родитель; (2) что ни один из незатронутых индивидуумов, хотя и произошел от пораженного, никогда не имел пораженных потомков, и (3) что в семьях, где есть как пораженные, так и незатронутые, численность двух классов в среднем одинакова. (Сумма таких семей в полной родословной составляет тридцать девять пораженных и тридцать шесть нормальных.) Очевидно, что это условия, которые выполняются в простом менделевском случае, и в этой родословной нет ничего, что противоречило бы утверждению, что брахидактилия, чем бы она ни была вызвана, ведет себя как простая доминанта по отношению к нормальной форме, т.е. что она зависит от фактора, которого норма не содержит. Рецессивные нормали не могут передавать пораженное состояние, независимо от их происхождения. Оказавшись свободными, они остаются свободными всегда и могут вступать в брак с другими нормальными людьми с полной уверенностью, что ни у кого из их детей не будет такого уродства.

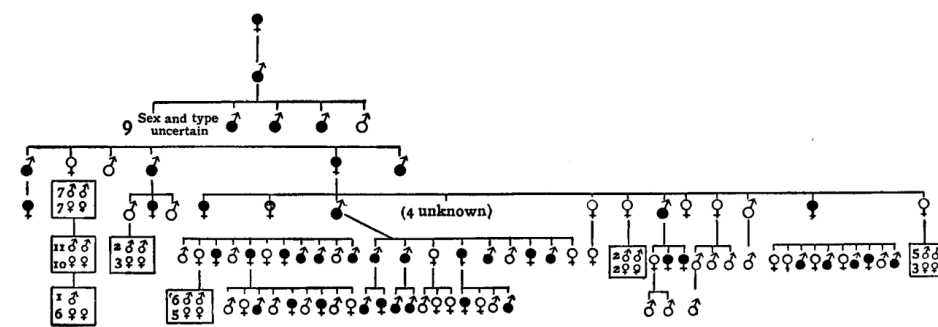


Fig. 34.

Родословная семейства брахидактильных Дринкуотера. Пораженные представители отмечены черным, а нормальные - светлыми кружками.

Имеющиеся в родословных свидетельства выявили простейшую форму менделевского наследования нескольких человеческих дефектов и заболеваний, среди которых можно упомянуть пресенильную катаракту глаз, аномальную форму утолщения кожи на ладонях и подошвах ног, известную как тилез, и буллезный эпидермолиз, заболевание, при котором кожа покрывается многочисленными лопающимися волдырями.

Среди наиболее интересных человеческих родословных есть одна, недавно составленная мистером Неттлшипом на основе записей семьи куринослепых, живущей недалеко от Монпелье на юге Франции. У людей, страдающих ночной слепотой, сетчатка нечувствительна к свету, интенсивность которого падает ниже определенной, и, следовательно, такие люди слепнут при слабом дневном или лунном свете. Поскольку дело Монпелье уже некоторое время вызывало интерес, записи необычайно полны. Они начинаются с некоего Жана Нугаре, родившегося в 1637 году и страдавшего куриной слепотой, и заканчиваются пока детьми, которым сегодня всего несколько лет. Известны подробности о более чем 2000 потомках Жана Нугаре. На протяжении десяти поколений и почти трех столетий привязанность вела себя как менделевская доминанта, и нет никаких признаков того, что длительный брак с людьми с нормальным зрением привел к какому-либо улучшению состояния куриной слепоты.

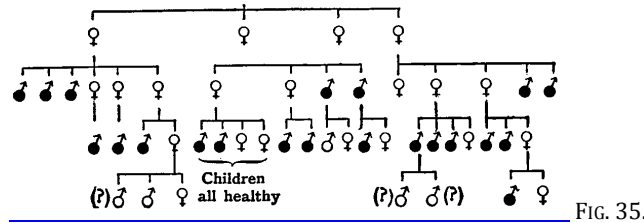


FIG. 35.

Родословная гомофильной семьи. Пораженные (все самцы) выделены черным, нормальные представители обоих полов - светлыми кружочками. (От Шталя.)

Помимо подобных случаев, когда очевидно указывается простая форма менделевского наследования, есть и другие, которые труднее прочесть. О некоторых можно сказать, что в целом особенность ведет себя так, как если бы она была обычной доминантой; но встречаются исключения, когда пораженные дети рождаются у незатронутых родителей. Не исключено, что состояние может, подобно цвету душистого горошка, зависеть от наличия или отсутствия более чем одного фактора. Однако ни в одном из этих случаев данных недостаточно для того, чтобы с уверенностью определить, так это или нет.

Группа случаев, представляющих исключительный интерес, - это те, в которых частота заболеваний в значительной степени, если не абсолютно, ограничена одним полом, и, насколько до сих пор известно, бремя неизменно ложится на плечи мужчин. В книге "Наследование дальтонизма" (стр. [117](#)) мы уже обсуждали случай, когда этот дефект встречается редко, хотя и не неизвестен, у женщин. Ограниченная по полу наследственность аналогичного характера известна для одного или двух дефектов зрения и для нескольких заболеваний нервной системы. При специфически мужском заболевании, известном как гомофилия, кровь отказывается сворачиваться при пролитии, и ничто не может предотвратить большие потери даже от поверхностной царапины. В своей общей тенденции наследование гомофилии мало чем отличается от наследования рогов у овец, и вполне возможно, что здесь мы снова имеем дело с признаком, который является доминантным у одного пола и рецессивным у другого. Но собранные к настоящему времени доказательства указывают на некоторую разницу, поскольку в гомофильных семьях пораженные самцы, вместо того чтобы быть равными по численности незараженным, демонстрируют значительное преобладание. Прискорбный характер дефекта, однако, вынуждает нас почти полностью полагаться в нашей интерпретации на семьи, произведенные незатронутыми самками, которые могут его передавать. Наши знания о потомстве "кровоточащих" самцов пока слишком скудны, и пока они не будут улучшены или пока мы не сможем найти какой-либо параллельный случай у животных или растений, точная схема наследования гомофилии должна оставаться неопределенной.

Хотя на сегодняшний день большая часть свидетельств о людях относится к ненормальным или болезненным состояниям, было положено начало получению родословных нормальных признаков. Судя по легкости, с которой это можно наблюдать, было естественно, что цвет глаз был выбран в качестве объекта исследования на раннем этапе, и работа Херста и других ясно продемонстрировала существование здесь одного менделевского фактора. Глаза бывают разных цветов, и цвет зависит от пигмента в радужной оболочке. У некоторых глаз пигмент присутствует по обе стороны радужной оболочки — на стороне, обращенной к сетчатке, а также на стороне, обращенной к окружающему миру. У других глаз пигмент присутствует только на стороне сетчатки. К этому классу относятся голубые и прозрачно-серые; в то время как глаза с пигментом перед радужкой также бывают коричневыми,

ореховыми или зелеными различных оттенков в зависимости от количества присутствующего пигмента. У животных-альбиносов пигмент полностью отсутствует, и поскольку мелкие кровеносные сосуды не затемнены, радужная оболочка приобретает свой характерный розовато-красный вид. Состояние, при котором пигмент присутствует в передней части радужной оболочки, является доминирующим по сравнению с тем, при котором он отсутствует. Зеленые, коричневые или фундук, скрещенные вместе, могут, если они гетерозиготны, давать рецессивный синий цвет, но среди потомства голубых, скрещенных вместе, не следует искать особой коричневого класса. Синий цвет, однако, может содержать факторы, способные модифицировать коричневый. Точно так же, как душистый горошек с бледно-розовым оттенком (см. IV, 9) при скрещивании с подходящим белым дает только темно-фиолетовый оттенок, так и глаз с очень небольшим количеством коричневого пигмента при скрещивании с определенным синим дает потомство темно-коричневого цвета, намного темнее любого из родителей. Синий цвет может нести в себе фактор, который приводит к усилению коричневого пигмента. Несомненно, существуют и другие факторы, которые изменяют коричневый цвет, когда они присутствуют, но мы еще недостаточно знаем о наследовании различных оттенков, чтобы обосновать какое-либо утверждение, кроме того, что наследственность пигмента перед радужкой ведет себя так, как если бы это было связано с менделевским фактором.

Даже этот факт имеет большое значение, поскольку он сразу наводит на мысль, что существующие системы классификации цветов глаз, которым некоторые антропологи придают значительное значение, основаны на чисто эмпирической и неудовлетворительной основе. Интенсивность цвета является критерием, который сейчас в моде, и принято располагать цвета глаз по шкале возрастающей глубины оттенка, начиная с бледно-серого и заканчивая самым глубоким коричневым. В этой системе более светлые зеленые цвета располагаются среди синих. Но теперь мы знаем, что синий может отличаться от темно-коричневого при отсутствии только одного фактора, в то время как, с другой стороны, разница между синим и зеленым может быть разницей, зависящей более чем от одного фактора. В какой степени цвет глаз может быть ценным критерием расы, в настоящее время сказать невозможно, но если это когда-нибудь станет таковым, то только после того, как тщательный менделевский анализ выявит факторы, от которых зависят многочисленные разновидности.

Обсуждение цвета глаз наводит на размышления другого рода. Трудно поверить, что заметно различающиеся состояния пигментации, которые встречаются у одного и того же вида, не связаны с глубоко укоренившимися химическими различиями, влияющими на характер и склонности индивидуума. Не могут ли эти различия в пигментации сочетаться и, таким образом, стать в какой-то мере ориентиром для определения умственных и темпераментных характеристик? В Национальной портретной галерее в Лондоне фотографии знаменитых мужчин и женщин в основном сгруппированы в соответствии с профессиями, в которых они преуспели. Наблюдательный человек, вероятно, заметил, что существует тенденция к преобладанию определенного типа цвета глаз в некоторых более крупных группах. Редко можно встретить что-либо, кроме голубого, среди солдат и матросов, в то время как среди актеров, проповедников и ораторов преобладают темные глаза, хотя для населения в целом они встречаются гораздо реже, чем светлые. Факты наводят на размышления, и не исключено, что будущие исследования могут выявить тесную связь между особенностями пигментации и особенностями психики.

Наследование ментальных характеристик часто неуловимо, поскольку зачастую трудно оценить влияние раннего окружения на определение склонностей человека. В том, что

способность может передаваться по наследству, нет никаких сомнений, поскольку это подтверждается общим опытом, а также многочисленными случаями со способными семьями, собранными Гальтоном и другими. Но когда мы начинаем более точно выяснять, что именно передается, мы оказываемся в замешательстве. Выдающийся сын следует по стопам выдающегося отца. Связано ли это с наследованием определенной умственной способности или это пример общих умственных способностей, проявленных в области, ставшей привлекательной благодаря раннему ассоциированию? У нас есть в настоящее время очень мало определенных доказательств для предположения, что то, что кажется особыми формами способностей, может быть обусловлено специфическими факторами. Херст, действительно, выдвинул некоторые факты, которые предполагают, что музыкальное чутье иногда ведет себя как рецессивный признак, и вполне вероятно, что изучение какой-нибудь чистой способности, такой как математическая, дало бы интересные результаты.

Анализ ментальных признаков, без сомнения, будет очень сложным, и, возможно, лучшая линия атаки - это поиск случаев, когда они связаны с какой-либо физической особенностью, такой как пигментация. Если будет найдена ассоциация такого рода и определены факторы пигментации, очевидно, что таким образом мы получим представление о природе единиц, от которых зависят психические состояния. Также не следует забывать, что умственные качества, такие как быстрота, щедрость, неуравновешенность и т.д., — качества, которые мы привыкли рассматривать как удобные единицы при классификации различных умов, с которыми мы ежедневно сталкиваемся, — не обязательно являются качествами, которые соответствуют наследуемым единицам. Эффективные умственные способности в значительной степени зависят от темперамента, а это, в свою очередь, вполне возможно, зависит от различных выделений, вырабатываемых различными тканями организма. Сходные нервные системы, связанные с разными печенками, вполне могли бы привести к появлению индивидуумов, о чьих умственных способностях мир вынес бы совершенно иное суждение. Действительно, вовсе не исключено, что определенная форма умственных способностей может зависеть в своем проявлении не столько от существенного различия в структуре нервной системы, сколько от выработки другой тканью некоторого специфического яда, который заставляет нервную систему реагировать определенным образом. Мы упомянули об этих возможностях просто для того, чтобы показать, насколько сложной может оказаться проблема. Хотя нет сомнений в том, что умственные способности передаются по наследству, в настоящее время неясно, что именно передается, будь то факторы, влияющие на качество и структуру самой нервной системы, или факторы, влияющие на выработку специфических ядов другими тканями, или и то, и другое вместе.

Как бы мало ни было известно сегодня о наследственности у человека, это немного имеет чрезвычайное значение. Качества мужчин и женщин, физические и умственные, зависят в первую очередь от врожденных свойств гамет, которые пошли на их создание. В определенных пределах эти качества эластичны и могут быть изменены в большей или меньшей степени под воздействием, оказываемым на растущую зиготу, при условии, что всегда присутствует необходимая основа, на которой эти воздействия могут действовать. Если математические способности были унаследованы гаметой, то воспитание зиготы позволит ей максимально использовать их. Но если нет основы, никакое образование не сможет превратить эту зиготу в математика. Это вопрос обычного опыта. Также нет никаких оснований предполагать, что превосходное образование математической зиготы, таким образом, усилит математические склонности живущих внутри нее гамет. Ибо гаметы мало заботятся о кватернионах. Это правда, что в мире наблюдается своего рода прогресс, и что

этот прогресс в значительной степени обусловлен улучшениями в образовании и гигиене. Современные люди лучше приспособлены к тому, чтобы справляться со своим материальным окружением, чем были люди даже несколько тысяч лет назад. И с течением времени они все больше и больше способны контролировать работу окружающего мира. Но нет никаких оснований предполагать, что это связано с тем, что результаты образования передаются по наследству. Человек накапливает знания, как пчела накапливает мед или белка накапливает орехи. Однако у человека запасы носят более прочный характер. Каждое поколение, используя его, просеивает, дополняет и отвергает, и передает его следующему, немного лучшему и немного более полному. Когда мы говорим о прогрессе, мы обычно имеем в виду, что запасы были улучшены и приносят больше пользы человеку в его попытках контролировать свое окружение. Иногда об этих накопленных знаниях говорят как о наследии, которое поколение получает от тех, кто ушел раньше. Это вводит в заблуждение. Передача таких знаний имеет не больше отношения к наследственности в биологическом смысле, чем передача от родителя к потомству фотографии, титула или пары ботинок. Все это есть не что иное, как передача от зиготы к зиготе чего-то внешнего по отношению к виду. Наследственность, с другой стороны, имеет дело с передачей чего-то присущего от гамет к зиготе и от зиготы к гамете. Именно участие гамет в этом процессе является нашим критерием того, что является наследственностью, а что нет.

Таким образом, лучшая гигиена и лучшее образование полезны для зиготы, потому что они помогают ей наиболее полно использовать присущие ей качества. Но сами качества остаются неизменными в том, что касается гамет, поскольку гамета не обращает внимания на интеллектуальное развитие зиготы, в которой она случайно обитает. Тем не менее, от гамет зависят те врожденные способности, которые позволяют зиготе использовать свои возможности, и, если зигота не получила их от гамет, преимущества образования не имеют большой ценности. Если мы стремимся к постоянному совершенствованию, которое не будет зависеть от внешних обстоятельств, если мы хотим, чтобы национальная порода стала более сильной духом и телом, более свободной от врожденных физических дефектов и слабого менталитета, более способной ассимилировать знания, накопленные веками, и действовать в соответствии с ними, тогда мы должны обратиться к гамете. Спасительная благодать заключается в гамете, и только в гамете.

Люди обычно рассматривают человеческий род как состоящий из двух типов особей, мужчин и женщин, и именно для них социологи и законодатели разрабатывают свои схемы. Это, однако, всего лишь несовершенный взгляд на самих себя. На самом деле мы делимся на четыре вида: мужские и женские зиготы, большие и маленькие гаметы, и наследственность - это связующее нас звено. Если бы наша жизнь была похожа на жизнь морской звезды или ежа, мы, вероятно, поняли бы это раньше. Ибо гаметы этих животных живут свободно и заключают браки в морских водах. С нами все иначе, потому что половина из нас должна жить внутри другой половины или погибнуть. Паразитируя на остальных, взимая ежедневную плату за питание со своих хозяев, они все же в какой-то мере являются вершителями судеб тех, внутри кого они обитают. В момент объединения двух гамет определяется характер другой зиготы, а также характер популяции гамет, которая должна обосноваться внутри нее. Союз, однажды затронувший неизбежную последовательность событий, идет своим чередом, и будь то добро или зло, мы, зиготы, больше не властны изменить его. Мы находимся в руках гамет, но не полностью. Поскольку, хотя мы и не можем влиять на их поведение, мы, тем не менее, можем контролировать их союзы, если захотим это сделать. Регулируя их браки, поощряя сближение желаемых и разделяя нежелательных, мы могли бы далеко продвинуться в избавлении мира от убожества и несчастий, которые

приходят из-за болезней, слабости и порока. Но прежде чем мы сможем быть готовы действовать, за исключением, возможно, самых простых случаев, мы должны узнать о них гораздо больше. В настоящее время мы в прискорбном невежестве о многом, хотя и знаем, что полное знание - это в значительной степени вопрос времени и средств. Однажды мы добьемся этого, и этот день может оказаться ближе, чем многие предполагают. Воспользуемся ли мы им, будет в значительной степени зависеть от того, готовы ли мы признать факты и изменить или даже разрушить некоторые условности, которые мы привыкли рассматривать как основы нашей социальной жизни. Каким бы ни был исход, не может быть никаких сомнений в том, что будущее нашей цивилизации, возможно, даже возможность будущего вообще, зависит от признания, которое мы оказываем тем, кто невидимо и невыразимо живет внутри нас — роковой расе гамет, столь безвозвратно связанной с нами самой тесной из всех уз - наследственностью.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Поскольку некоторые читатели, возможно, захотят повторить эксперименты Менделя для себя, несколько слов о методах, используемых при скрещивании, возможно, не будут лишними. Цветок гороха с его штандартом, крыльями и средним килем слишком знаком, чтобы нуждаться в описании. Как и большинство цветов, он гермафродитный. Как мужские, так и женские органы находятся на одном цветке и покрыты килем. Пыльники, числом десять, расположены по кругу вокруг пестика. Как только они созревают, они лопаются и осыпают фасоль своей пылью. Затем пылевые трубки проникают в рыльце, проходят по цветку и в конечном итоге достигают семязачатков в нижней части пестика. Здесь происходит оплодотворение. Каждая семязачаток, к которой ведет пылевая трубка, набухает и превращается в семя. В то же время сросшиеся плодолистики, окружающие семязачатки, увеличиваются, образуя стручок. Когда происходит этот нормальный способ оплодотворения, говорят, что цветок **самооплодотворяется**.

При скрещивании необходимо кастрировать цветок на растении, выбранном в качестве материнской самки. Для этой цели необходимо отобрать молодой цветок, у которого еще не лопнули пыльники. Киль вдавлен, и тычинки, несущие пыльники, удаляются у их основания парой тонких щипцов. Вероятно, для этого будет сочтено необходимым слегка оторвать киль. Затем пестик снова прикрывают килем, а цветок кладут в пакет из вощеной бумаги до следующего дня. Затем рыльце снова обнажают и посыпают спелой пылью с цветка растения, выбранного в качестве родительского самца. После этого кильку заменяют, а цветок снова помещают в мешочек, чтобы защитить его от возможного воздействия насекомых до тех пор, пока в нем не появятся семена. Мешочек можно снять примерно через неделю после внесения удобрений. Пожалуй, вряд ли стоит добавлять, что во время операций по внесению удобрений необходимо соблюдать строгую биологическую чистоту. Этого легко достичь, стерилизуя пальцы и щипцы небольшим количеством крепкого спирта перед каждой операцией, тем самым гарантируя отмирание любых посторонних зерен пыльцы, которые могут присутствовать.

Приведенный выше метод применим также к душистому горошку с небольшими изменениями. Поскольку у этого вида пыльники созревают относительно раньше, кастрацию необходимо проводить на более ранней стадии. Как правило, безопасно

выбирать бутон, состоящий из трех отросших частей. Интервал между кастрацией и оплодотворением должен быть более длительным. Обычно достаточно двух-трех дней. Далее душистый горошек посещает пчела-листорез, *Megachile*, которая, в отличие от медоносной пчелы, способна надавливать на киль и собирать пыльцу. При подозрении на присутствие этого насекомого желательно остерегаться риска примеси посторонней пыльцы, выбирая для опыления цветок, который еще не совсем раскрылся. Если стандарт не будет установлен, то вряд ли его посетит *Megachile*. Наконец, нередко случается, что маленький жук *Meligethes* обнаруживается внутри кия. Такие цветы следует отбраковывать для целей скрещивания.

Примечания

[1] Ср. примечание на стр. [171](#).

[2] Было сочтено удобным обозначать различные поколения, возникающие в результате скрещивания, знаками F_1 , F_2 , F_3 и т.д. F_1 в этой системе обозначает первое сыновнее поколение, F_2 - второе сыновнее поколение, произведенное двумя родителями, принадлежащими к поколению F_1 , и так далее.

[3] Первоначальная помесь Херста была помесью бельгийского зайца и ангорской альбины, которая оказалась голландской в маске.

[4] Пятнистая птица - почти белая, окраска ограничивается хвостом и характерным пятном на голове.

[5] Читатель, который ищет эти сорта по каталогам флористов, вероятно, испытает разочарование. Душистый горошек был значительно "усовершенствован" за последние несколько лет, и маловероятно, что современный сеятель стал бы перечислять такие немодные формы.

[6] Следует понимать, что везде, где присутствует данный фактор, растение может быть гомозиготным или гетерозиготным по нему без изменения своего цвета.

[7] Следует упомянуть, что, поскольку форма пыльцевой оболочки, как и форма семенной оболочки, носит материнский характер, все зерна любого данного растения либо длинные, либо круглые. Эти два вида не встречаются вместе на одном растении.

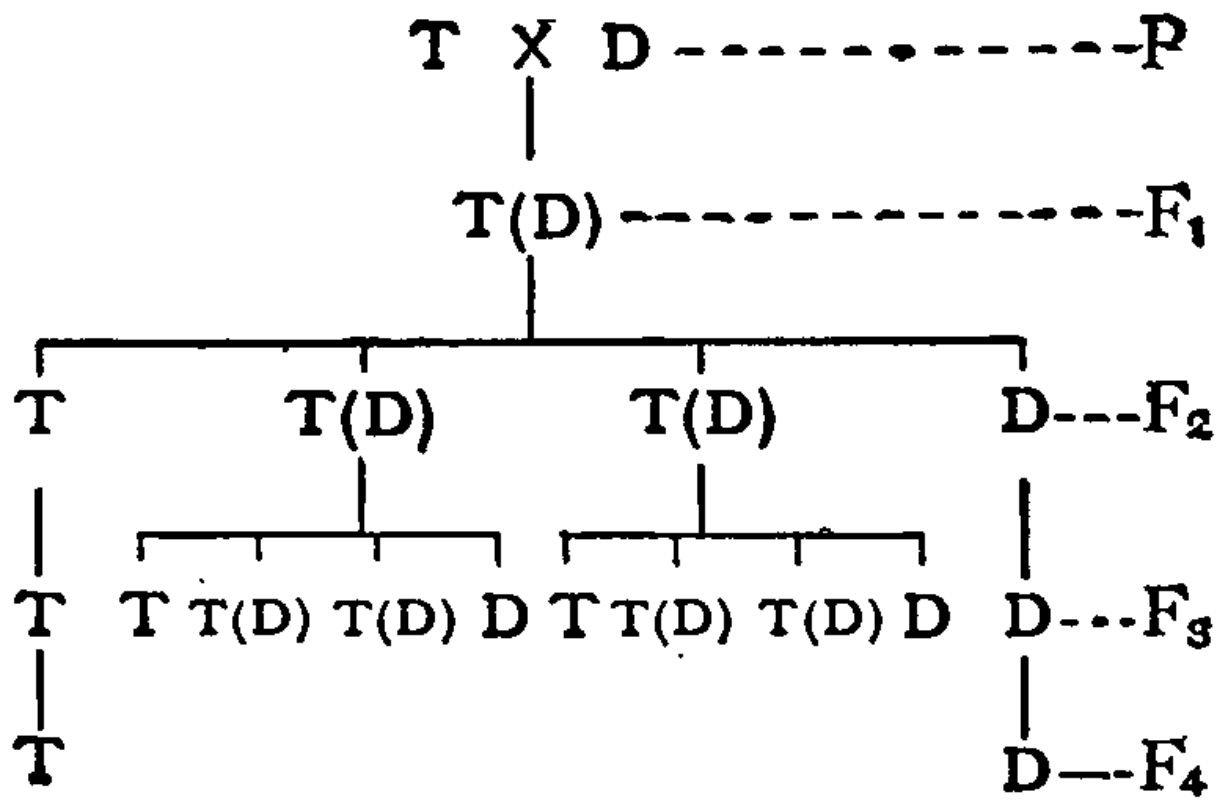
[8] Для самого последнего обсуждения этого своеобразного случая читателя отсылают к статье профессора Касла в *Science* от 16 декабря 1910 г.

[9] *Рай Земной*, Лондон, 1629, стр. 261.

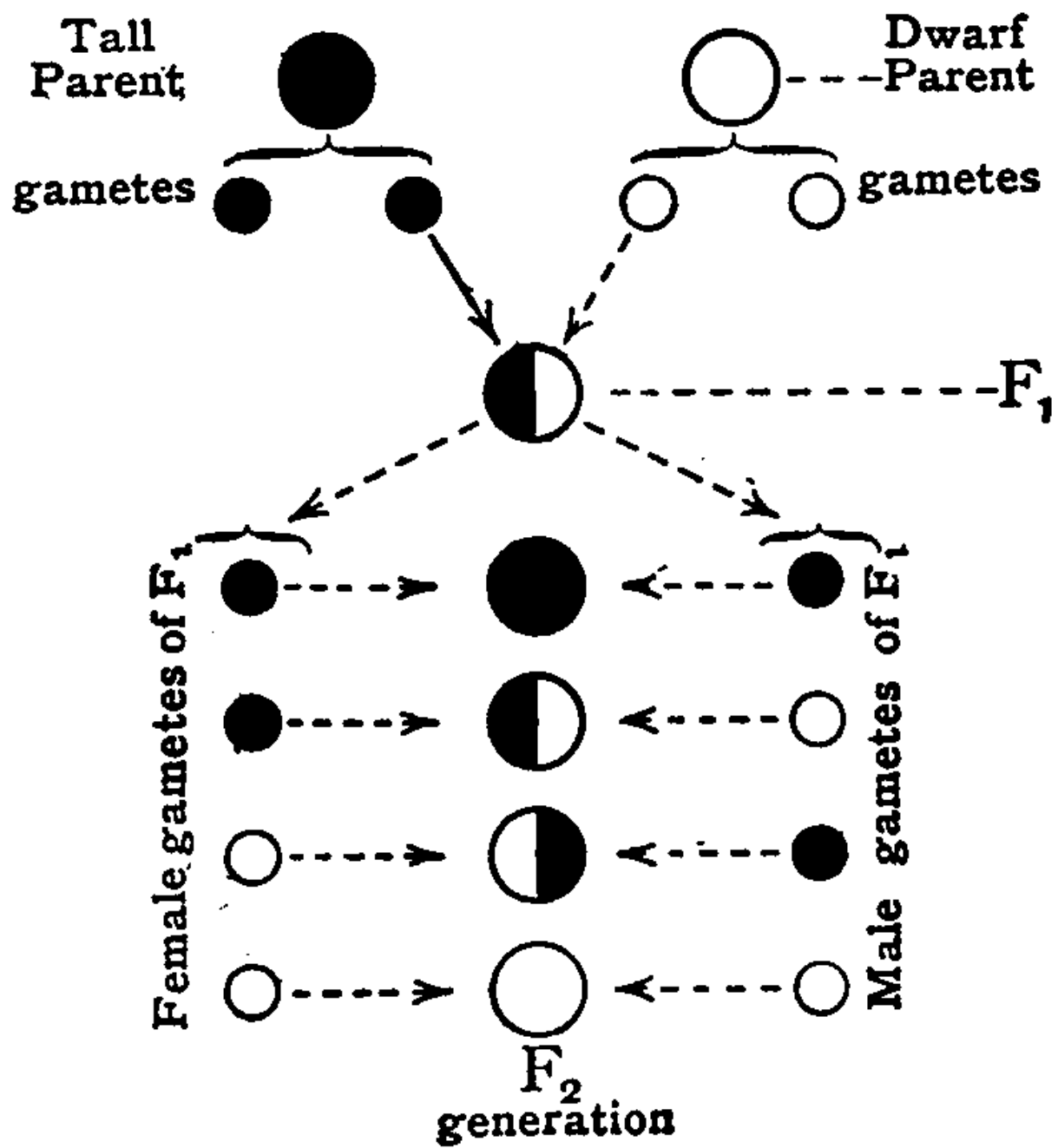


Gregor Mendel

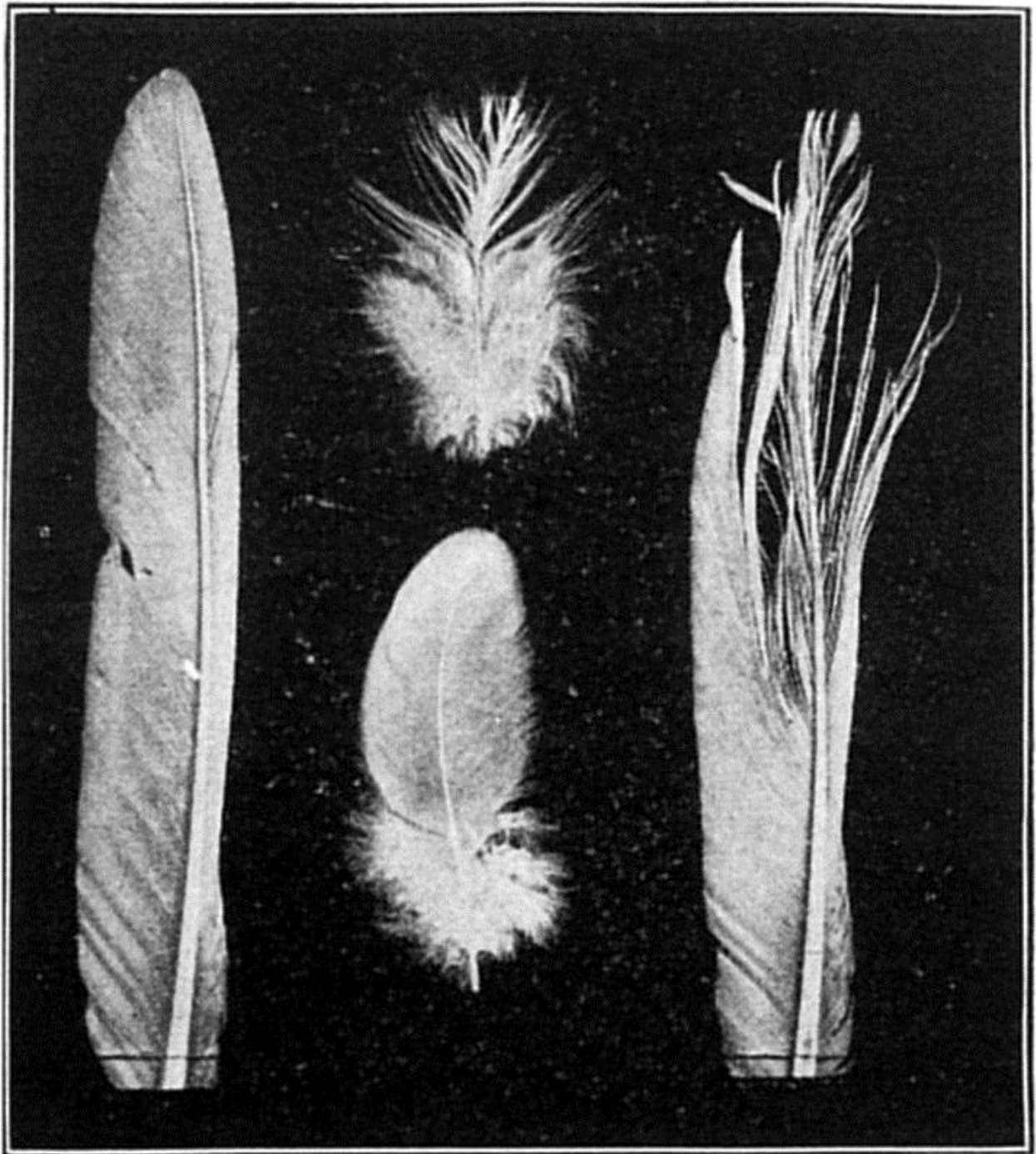
[back](#)



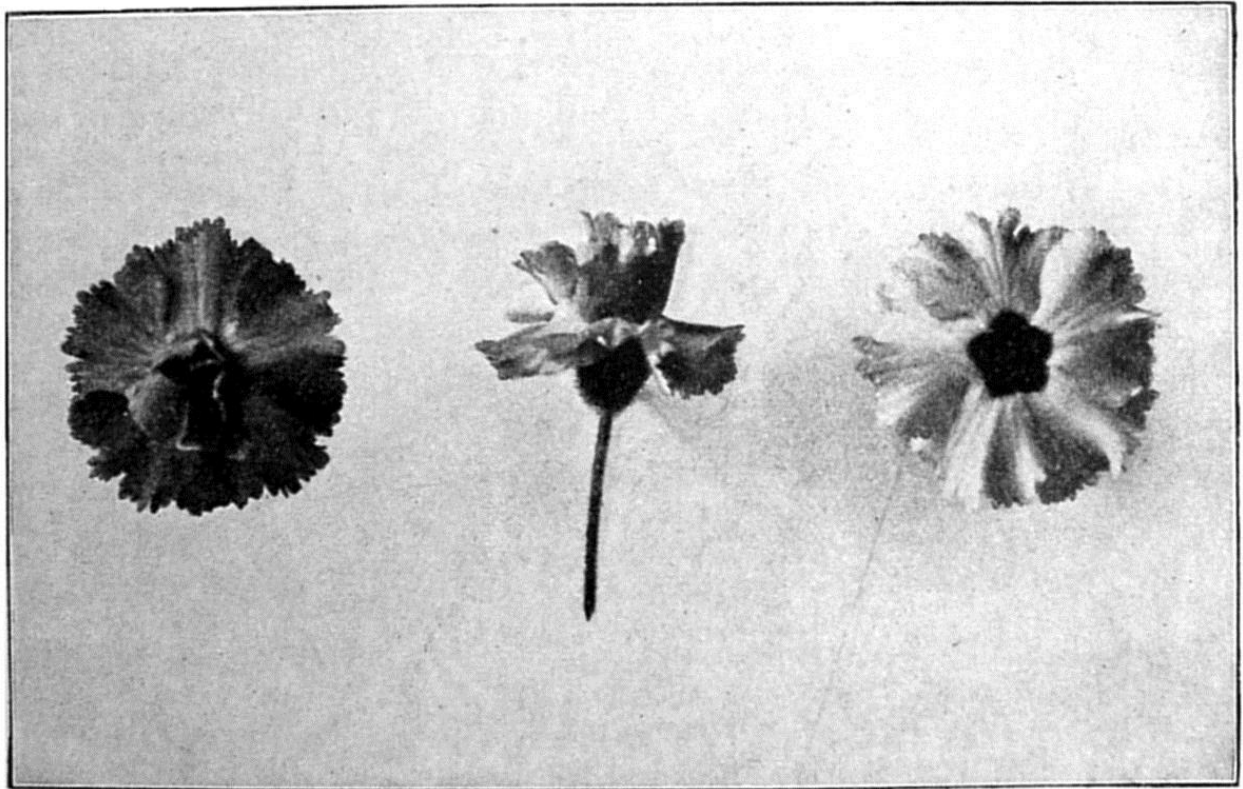
[back](#)



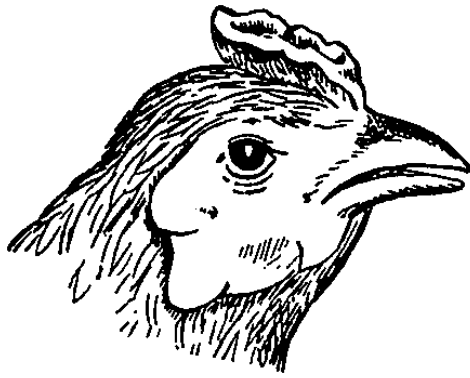
[back](#)



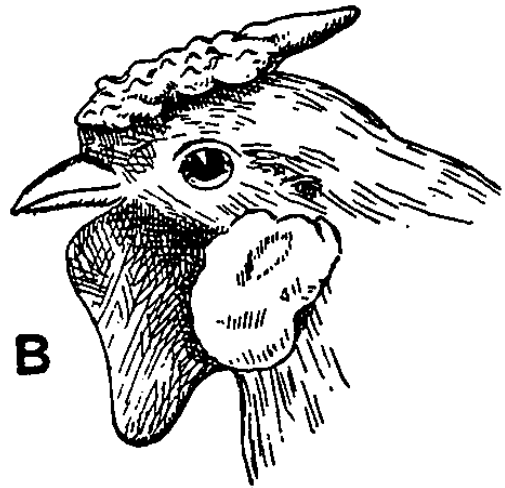
[back](#)



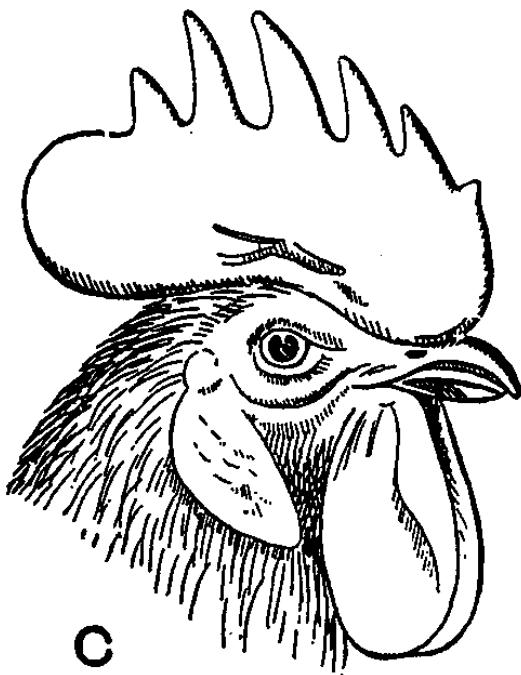
[back](#)



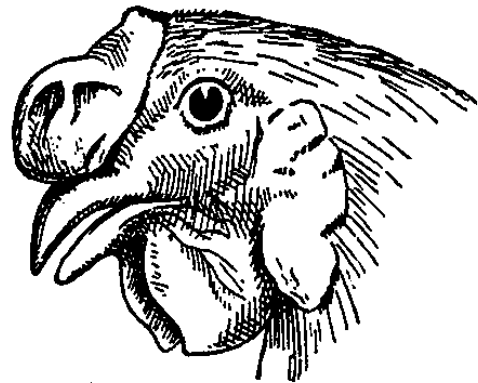
A



B

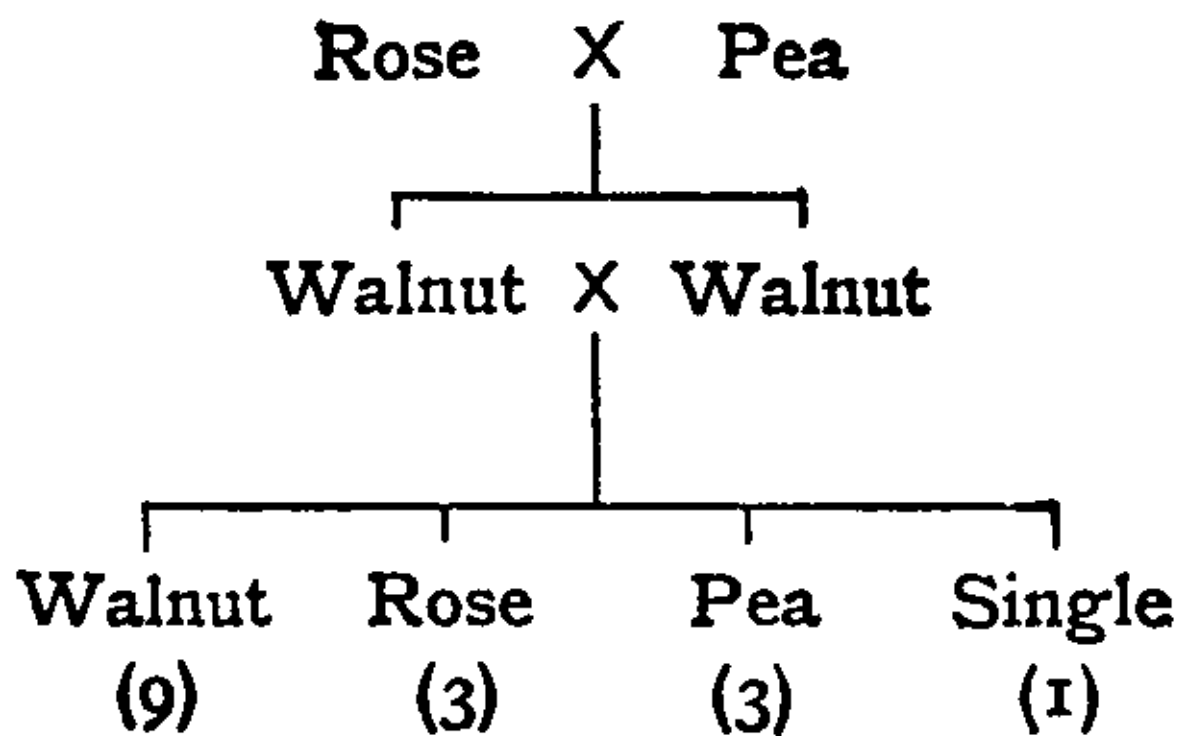


C



D

[back](#)



[back](#)

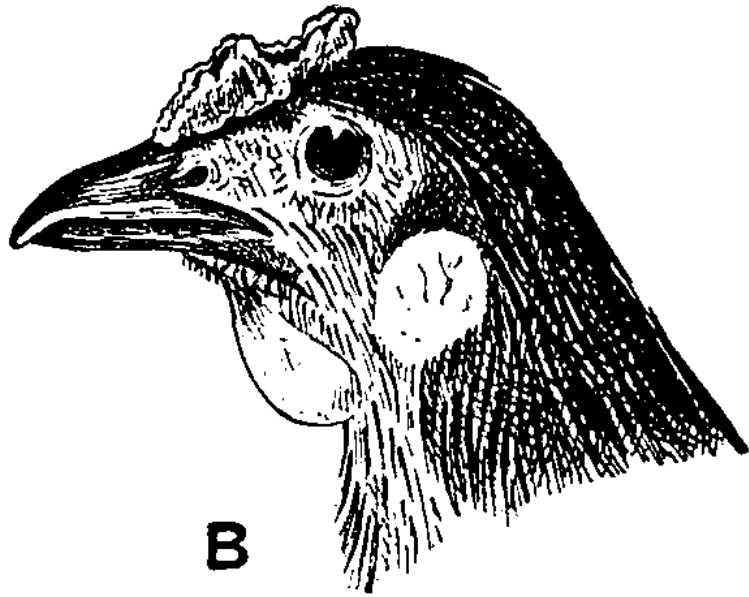
RP RP Walnut	RP Rp Walnut	RP rP Walnut	RP rp Walnut
Rp RP Walnut	Rp Rp Rose	Rp rP Walnut	Rp rp Rose
rP RP Walnut	rP Rp Walnut	rP rP Pea	rP rp Pea
rp RP Walnut	rp Rp Rose	rp rP Pea	rp rp Single

[back](#)

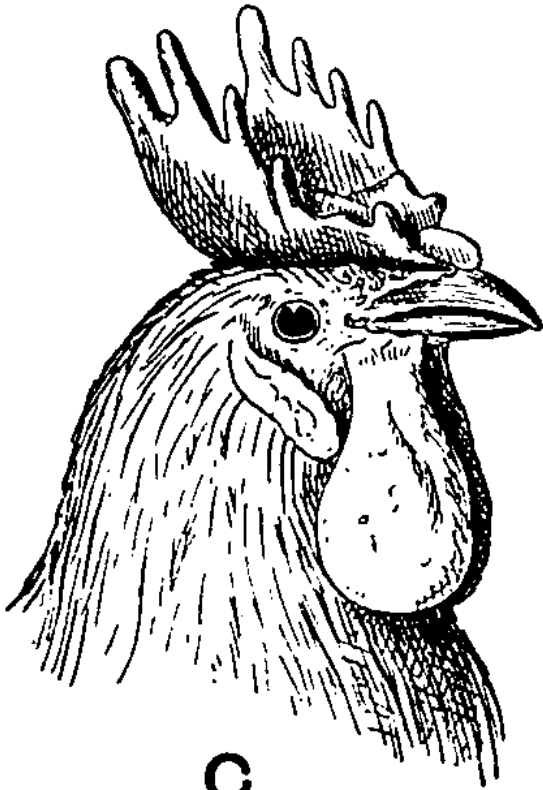
A



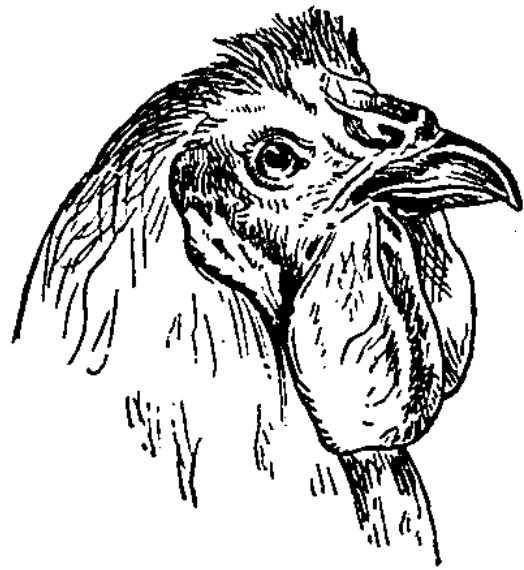
B



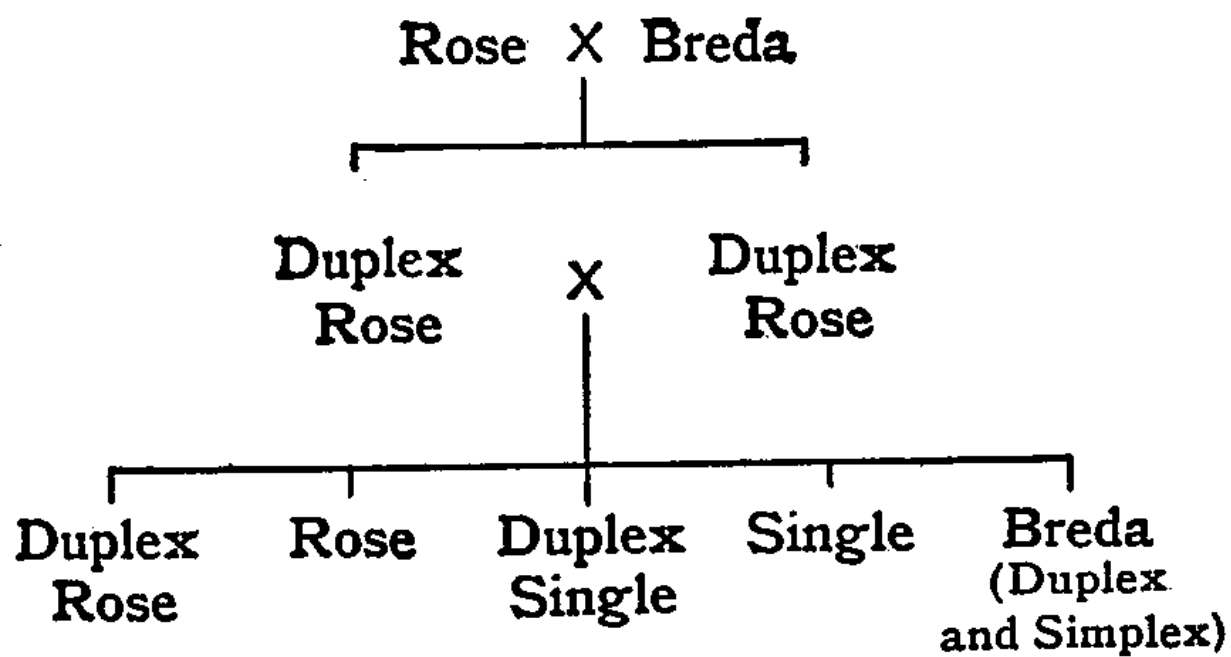
C



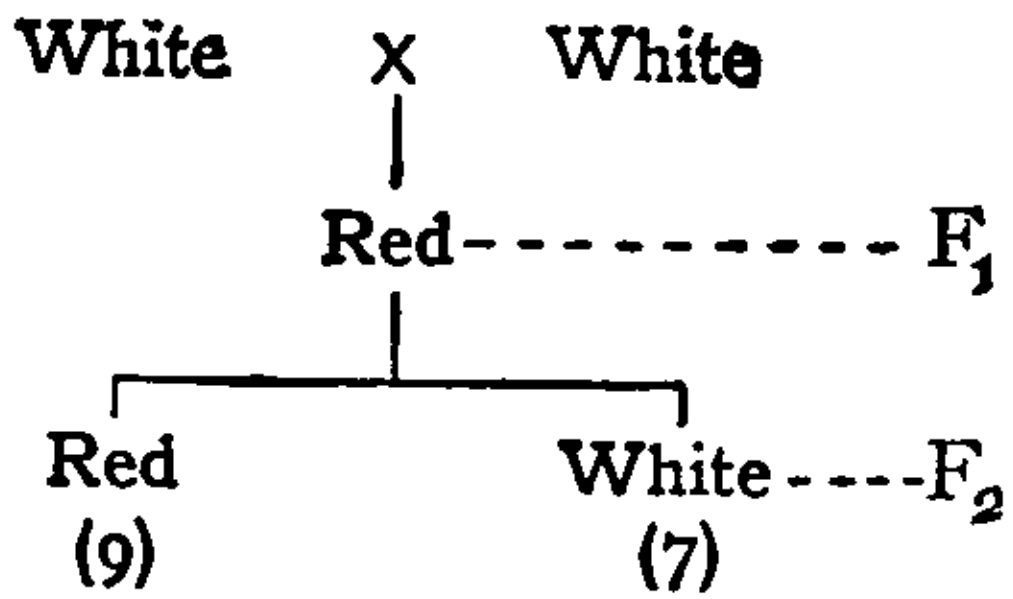
D



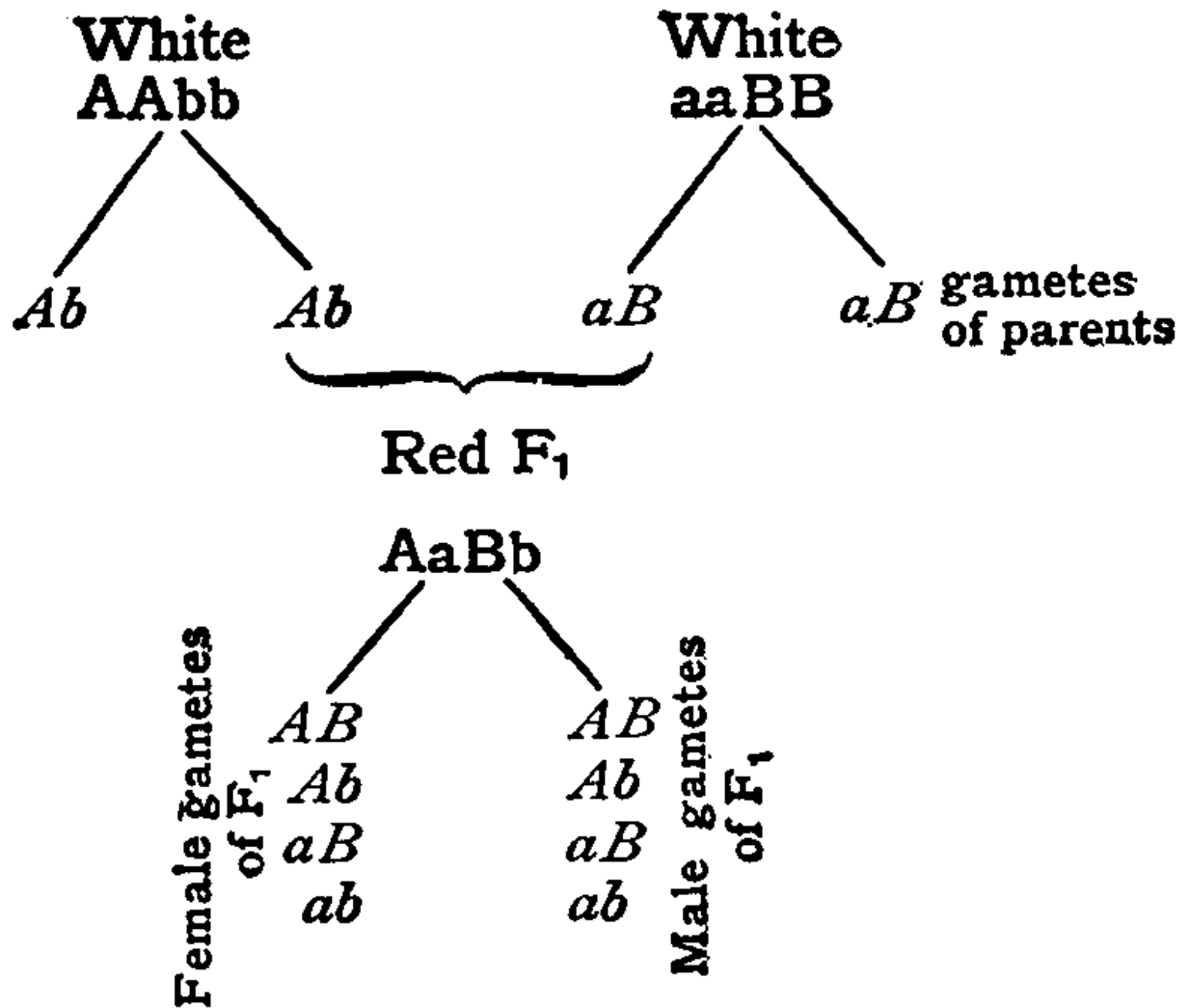
[back](#)



[back](#)



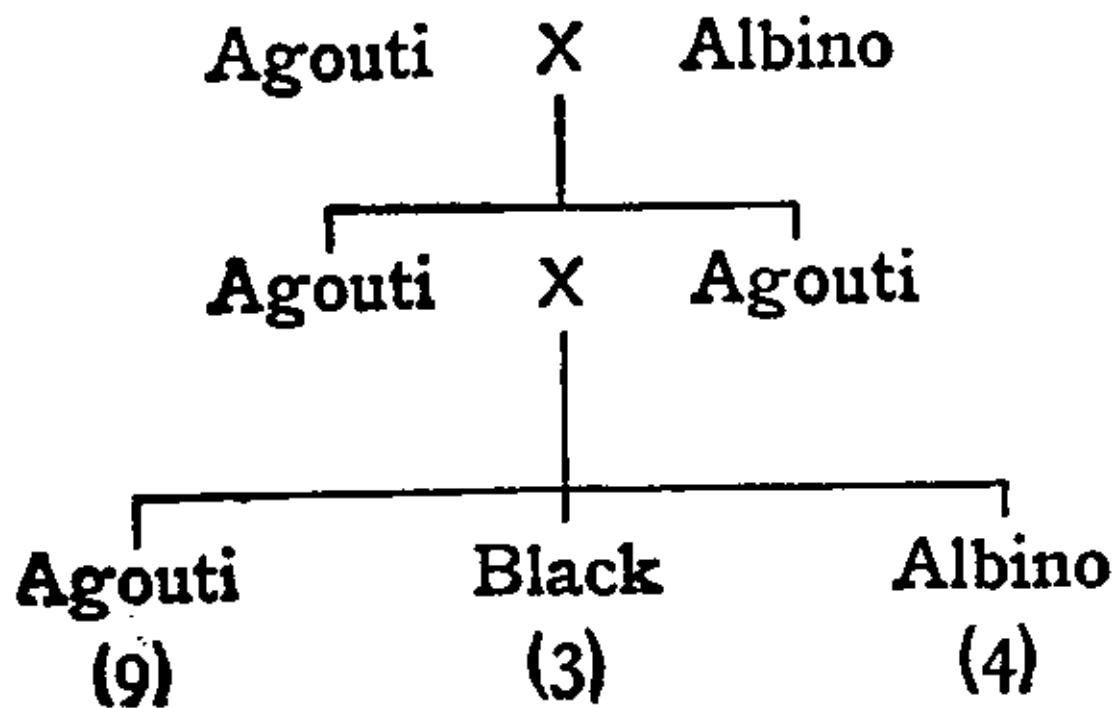
[back](#)



[back](#)

AB AB	AB Ab	AB aB	AB ab
Ab AB	Ab Ab	Ab aB	Ab ab
aB AB	aB Ab	aB aB	aB ab
ab AB	ab Ab	ab aB	ab ab

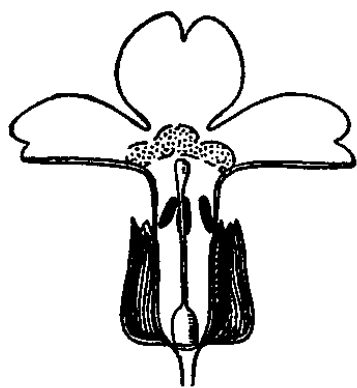
[back](#)



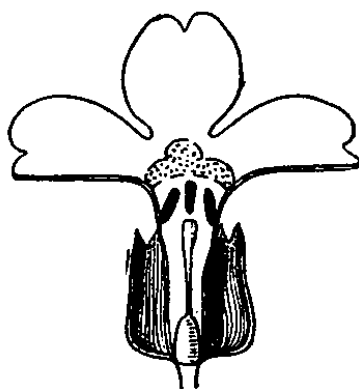
[back](#)

GCB GCB Agouti	GCB GcB Agouti	GCB gCB Agouti	GCB gcB Agouti
GcB GCB Agouti	GcB GcB Albino	GcB gCB Agouti	GcB gcB Albino
gCB GCB Agouti	gCB GcB Agouti	gCB gCB BLACK	gCB gcB BLACK
gcB GCB Agouti	gcB GcB Albino	gcB gCB BLACK	gcB gcB Albino

[back](#)

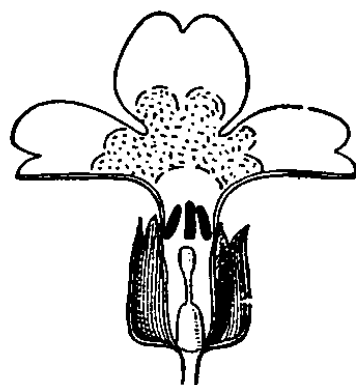


A

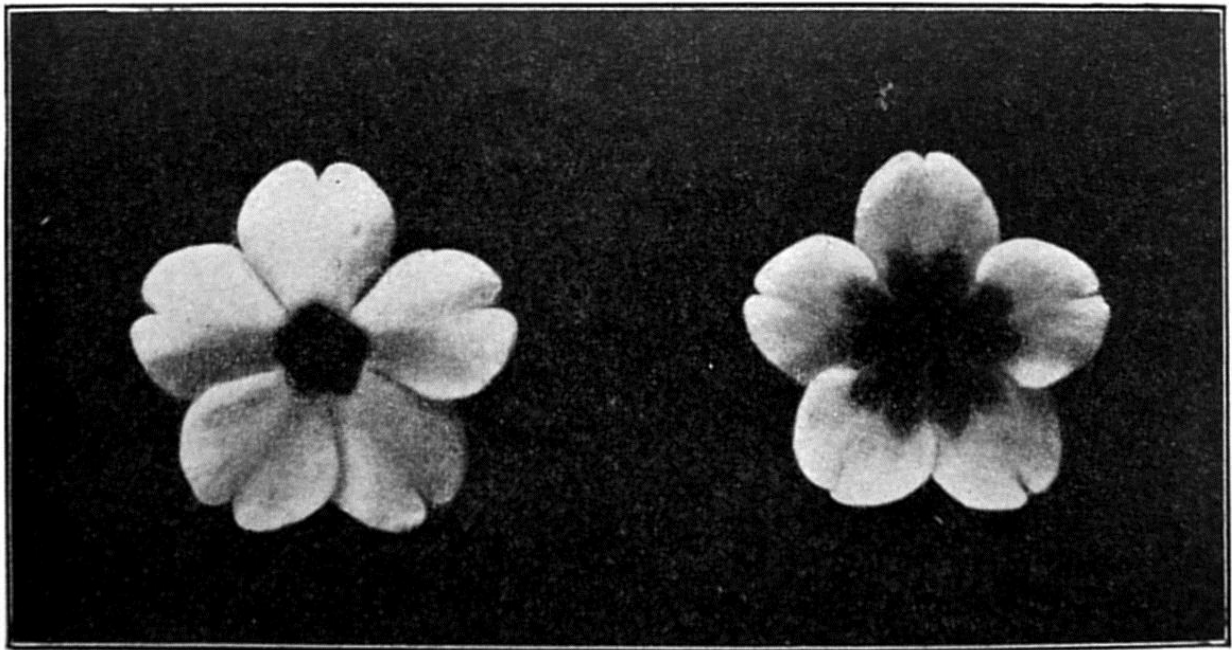


B

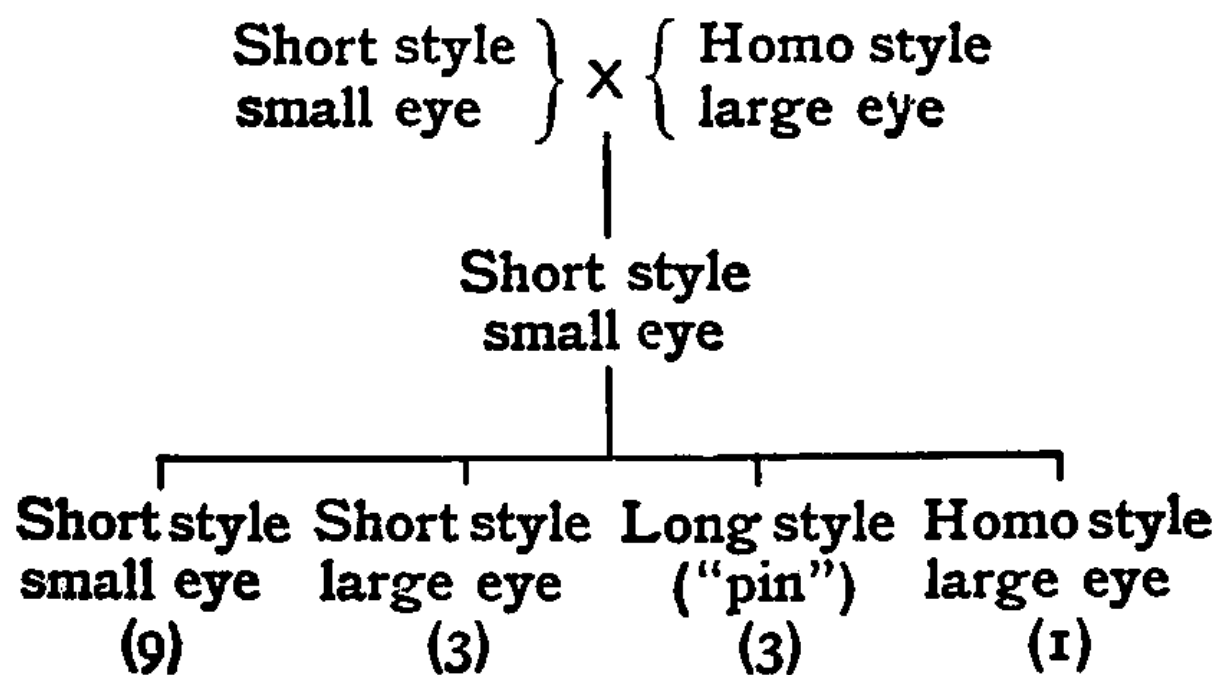
[back](#)



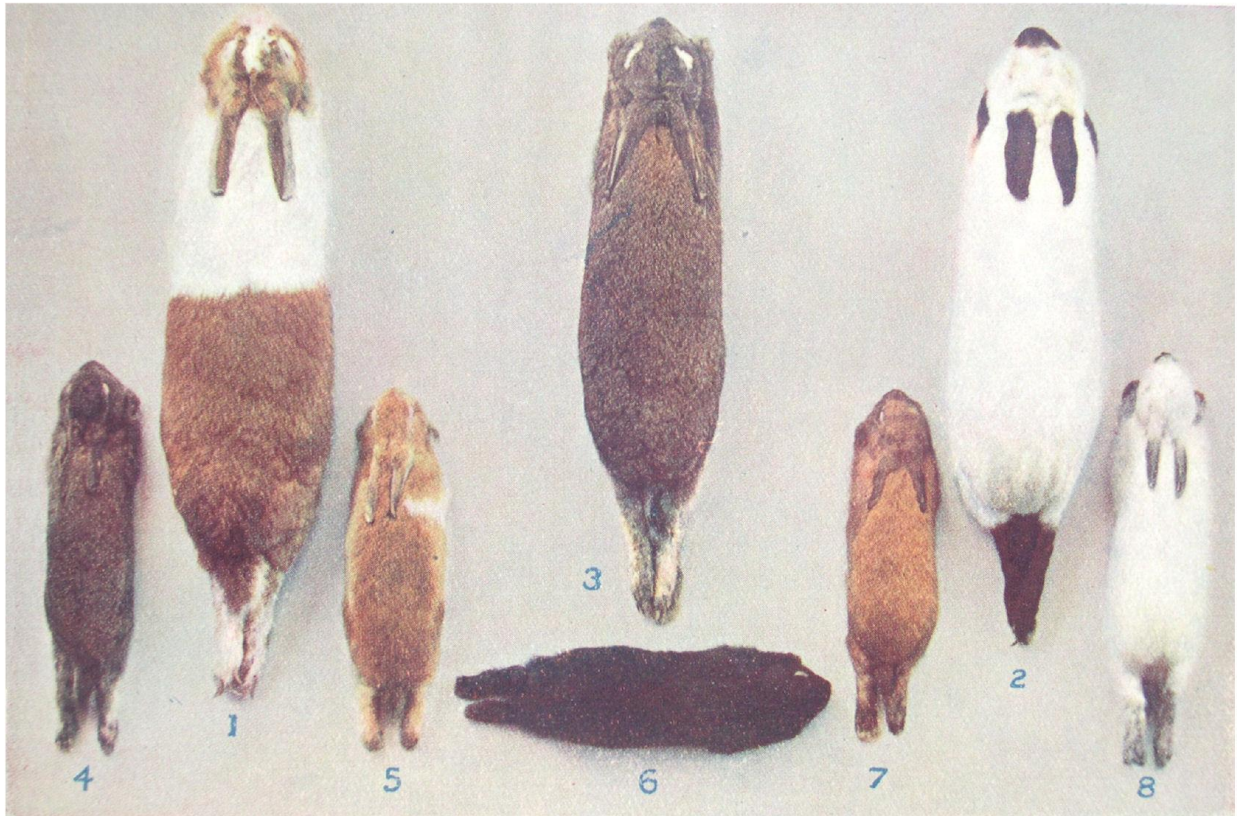
C



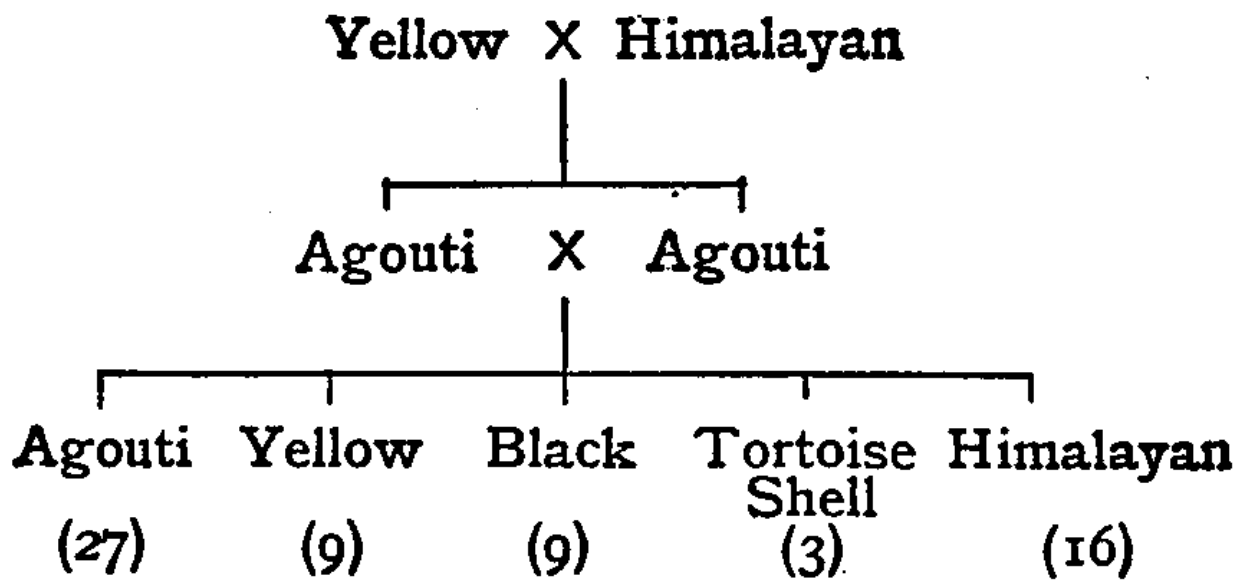
[back](#)



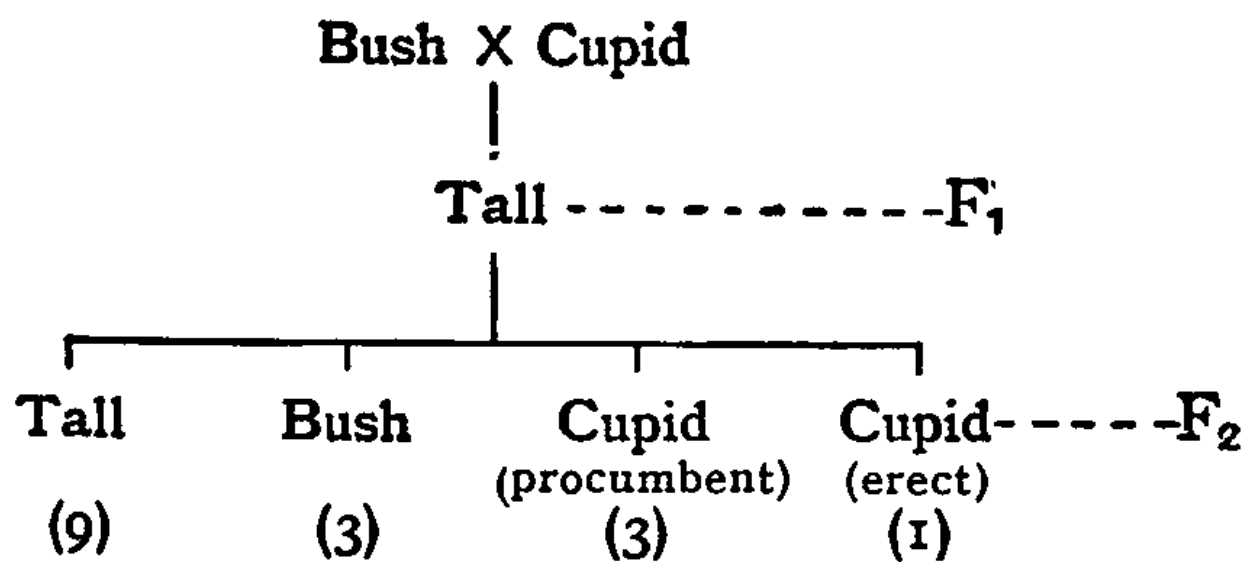
[back](#)



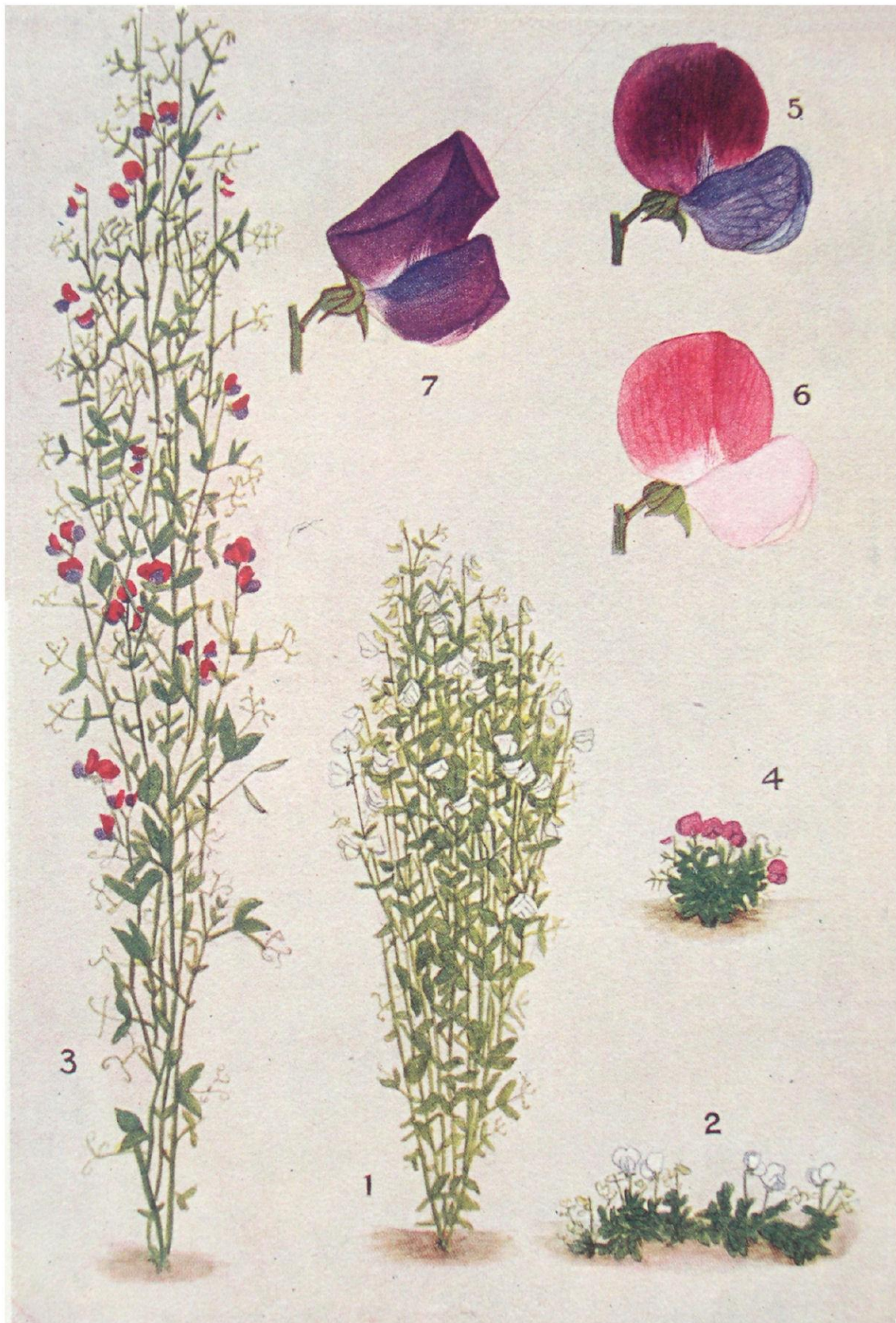
[back](#)



[back](#)



[back](#)



[back](#)

Black Barb × White Fantail

|
Dark

×

Black Barb × Spot

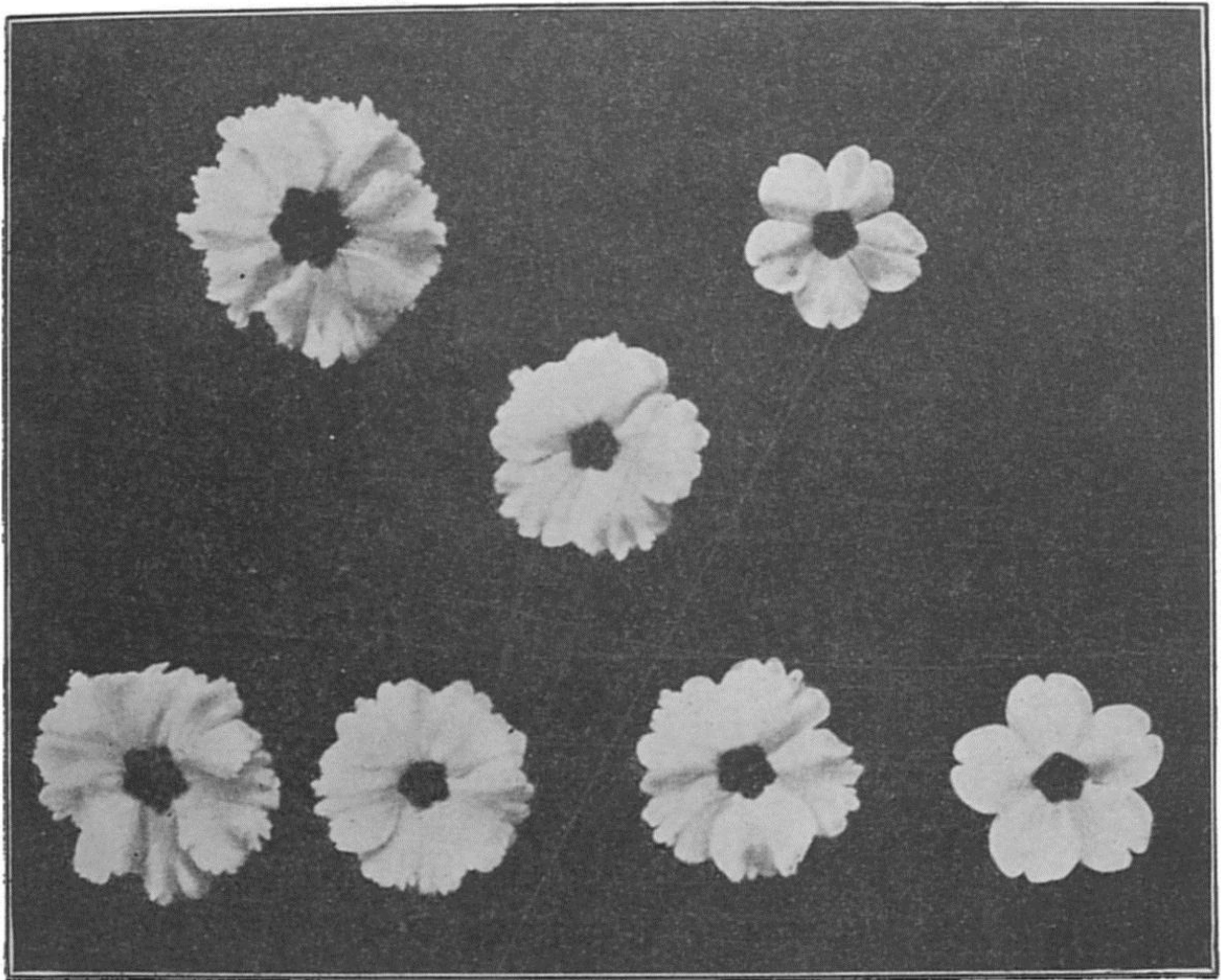
|
Dark

|
Among the offspring one very similar
to the wild blue rock.

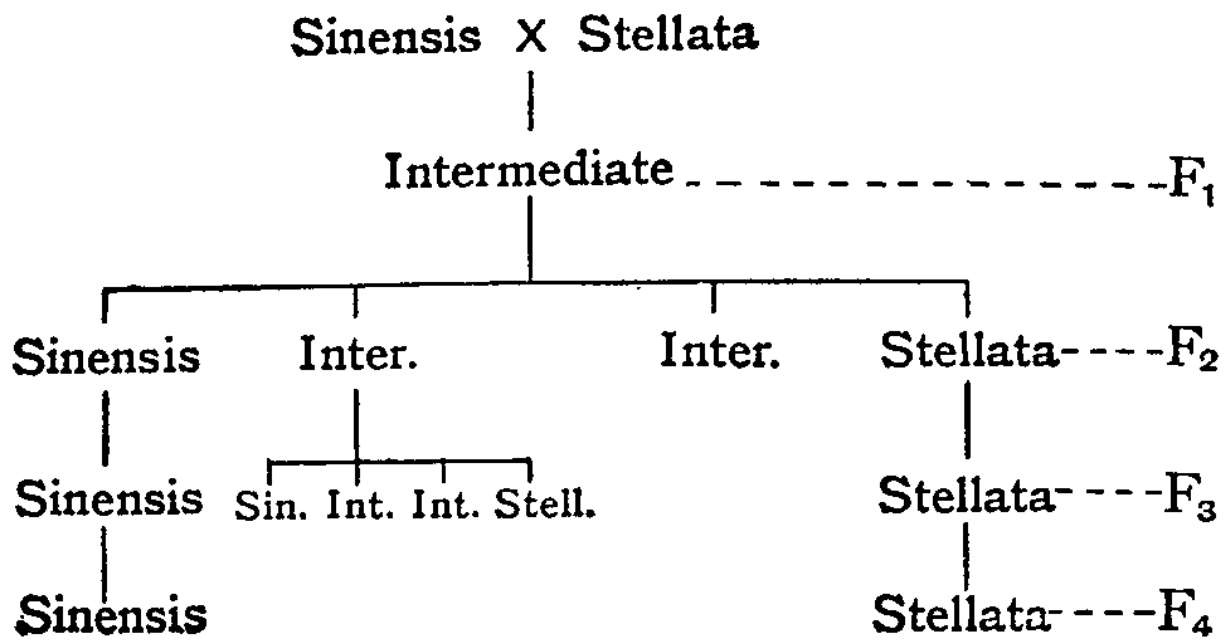
[back](#)

CB CB BLACK	CB Cb BLACK	CB cB BLACK	CB cb BLACK
Cb CB BLACK	Cb Cb Blue	Cb cB BLACK	Cb cb Blue
cB CB BLACK	cB Cb BLACK	cB cB	cB cb
cb CB BLACK	cb Cb Blue	cb cB	cb cb

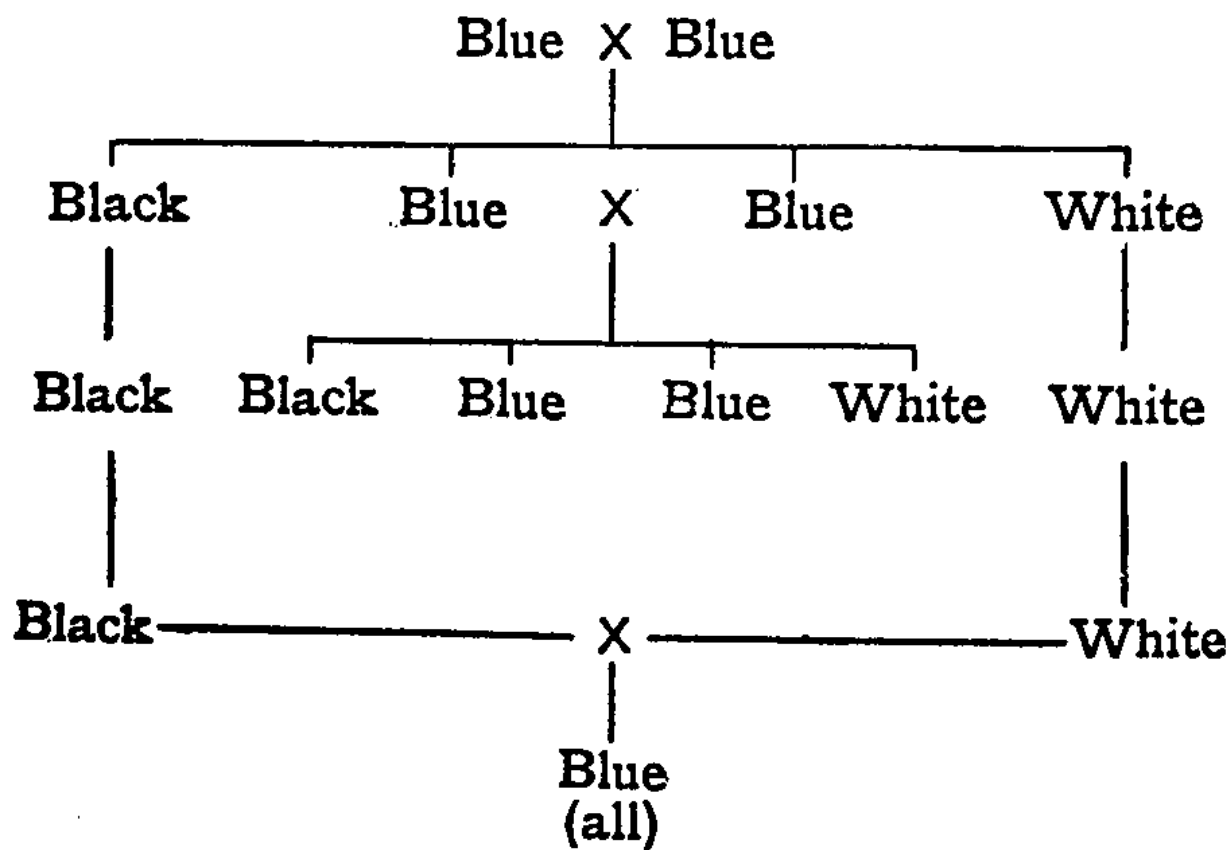
[back](#)



[back](#)



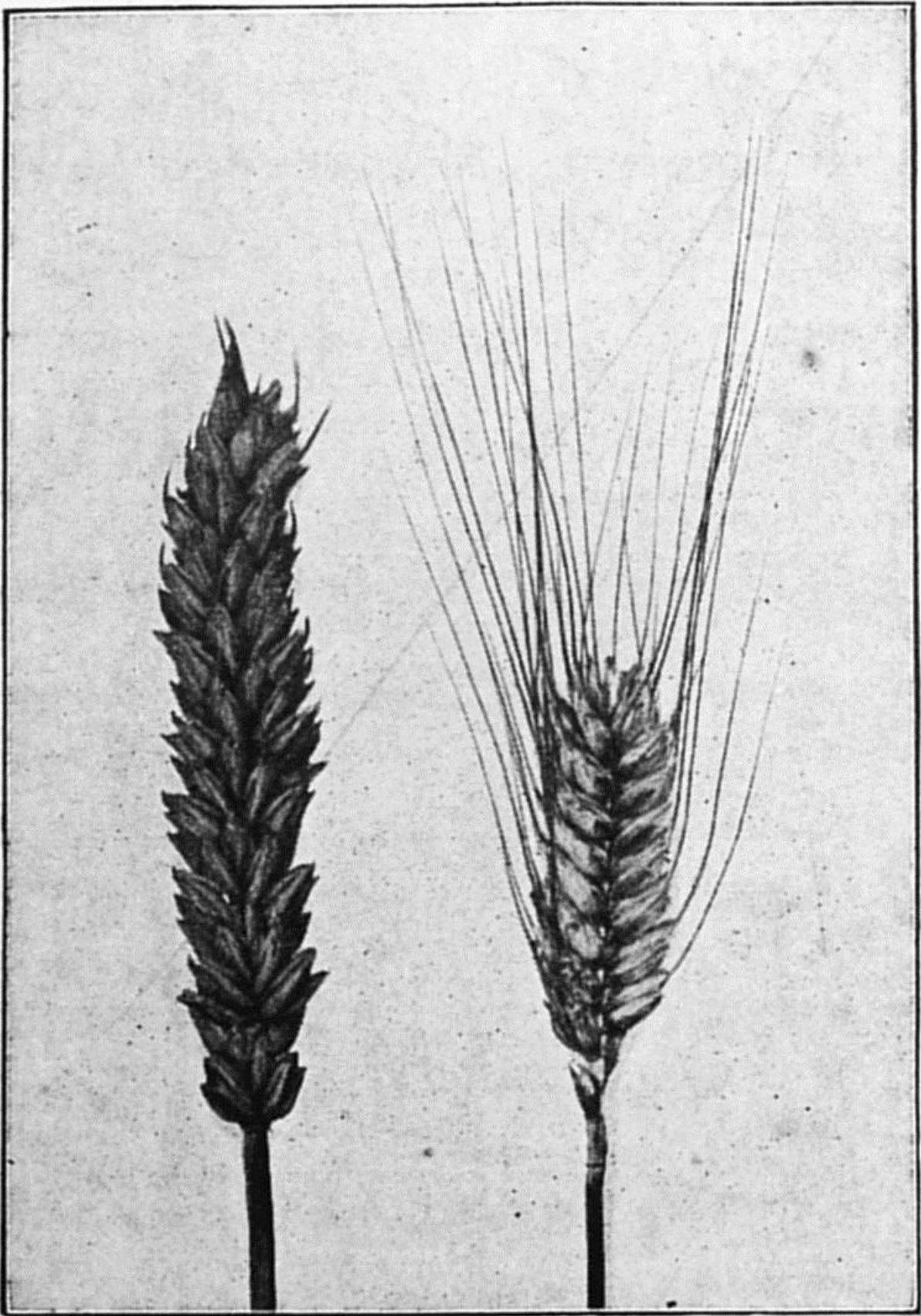
[back](#)



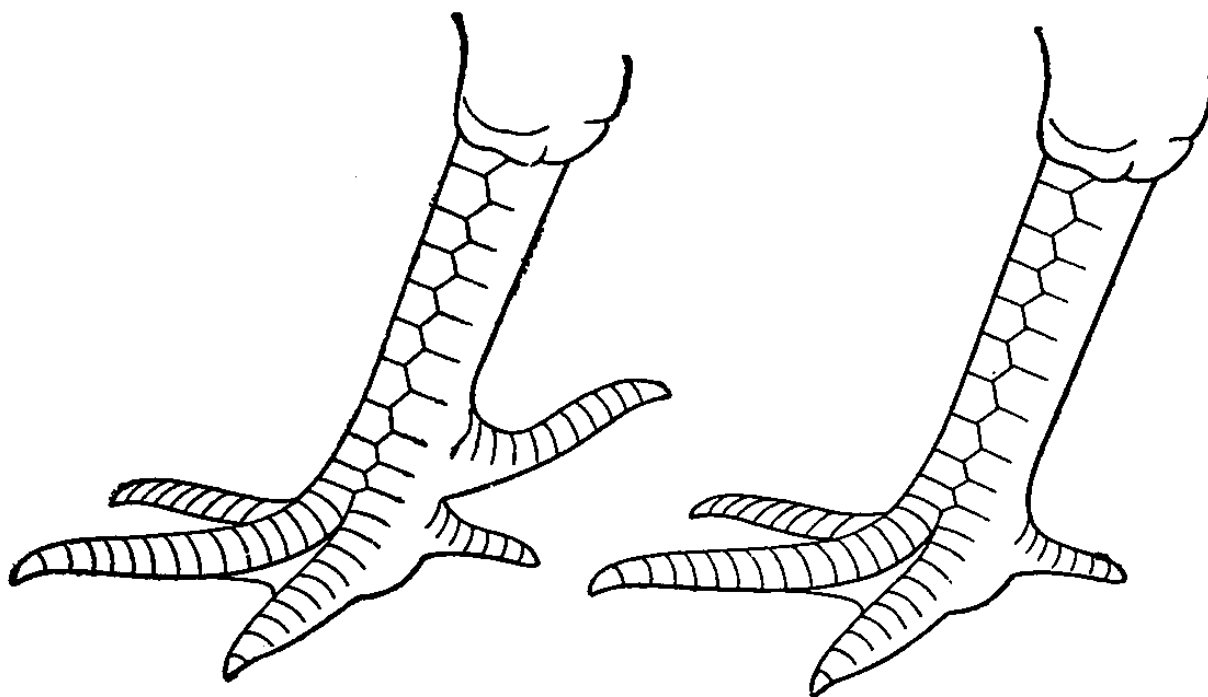
[back](#)

CI CI	CI Ci	CI cI	CI ci
Ci CI	Ci Ci	Ci cI	Ci ci
cI CI	cI Ci	cI cI	cI ci
ci CI	ci Ci	ci cI	ci ci

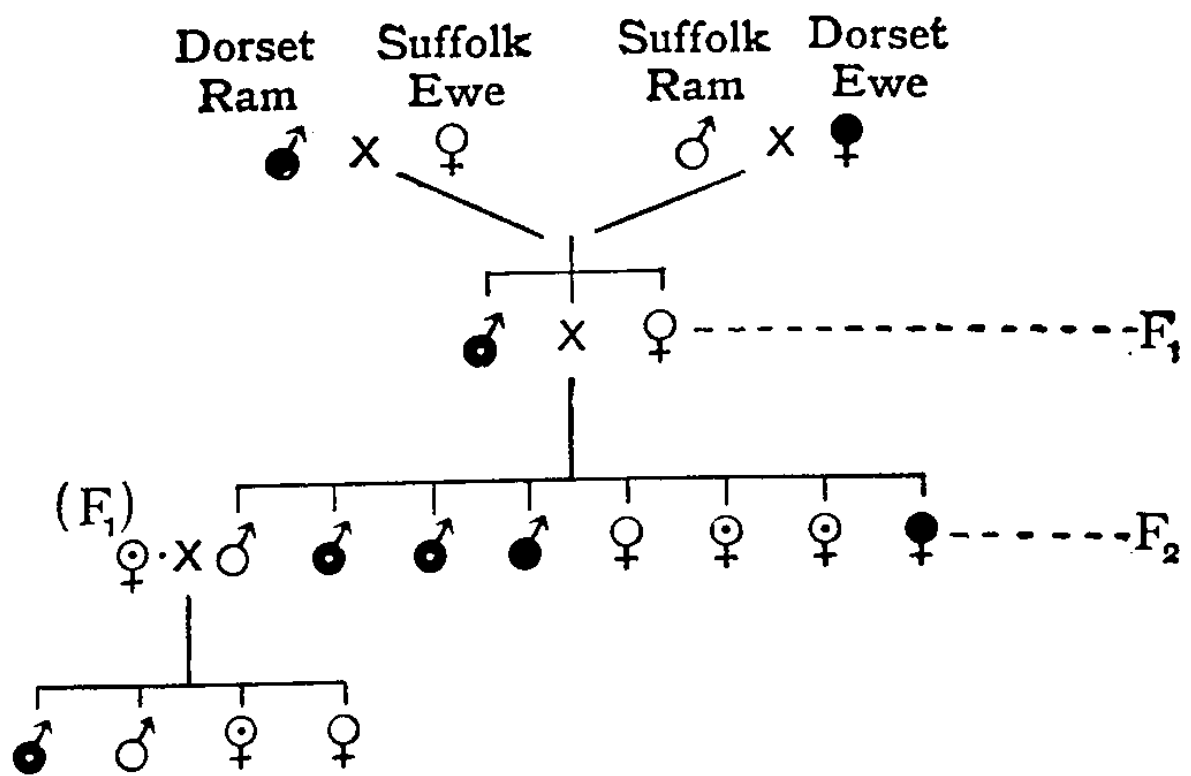
[back](#)



[back](#)



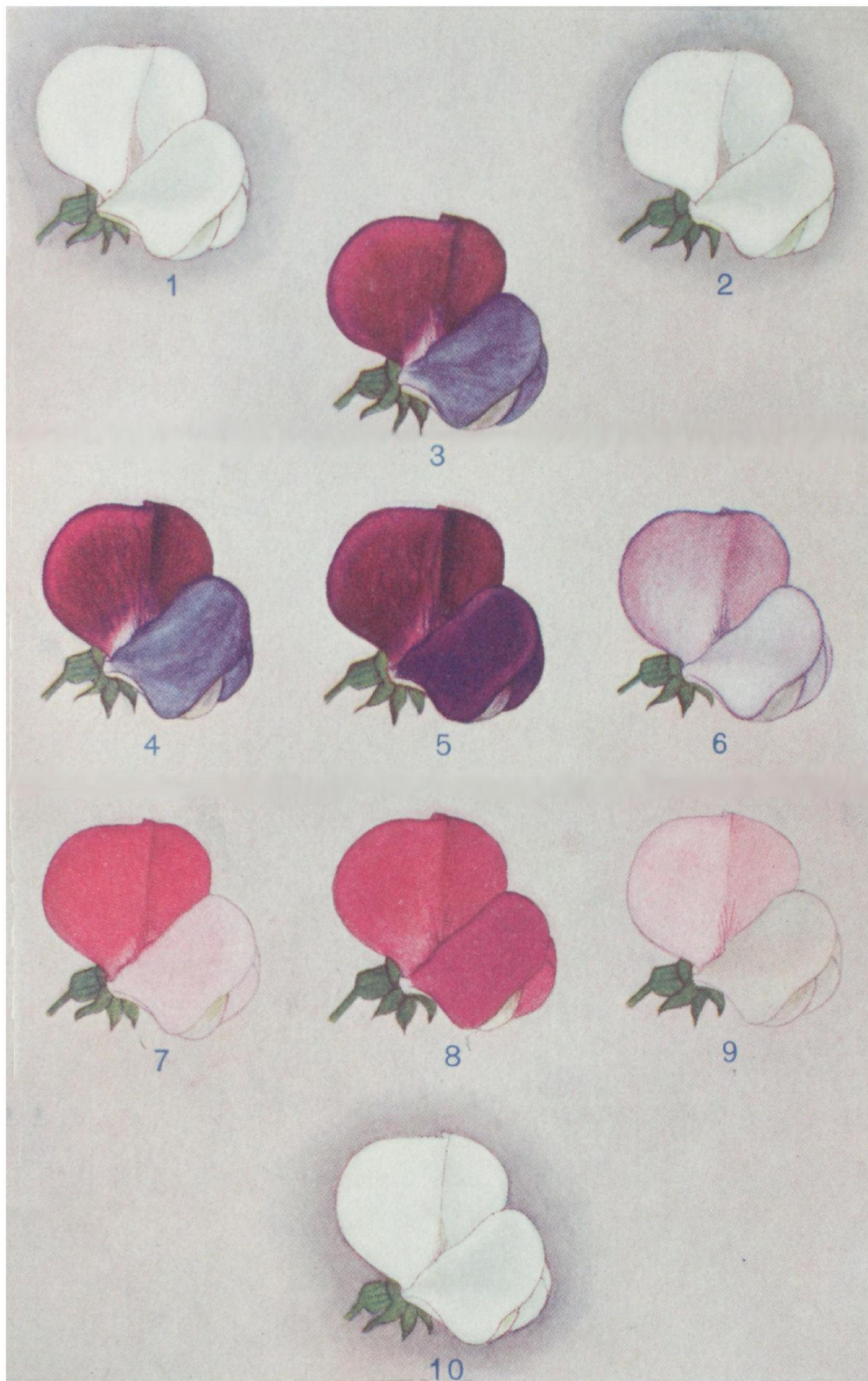
[back](#)



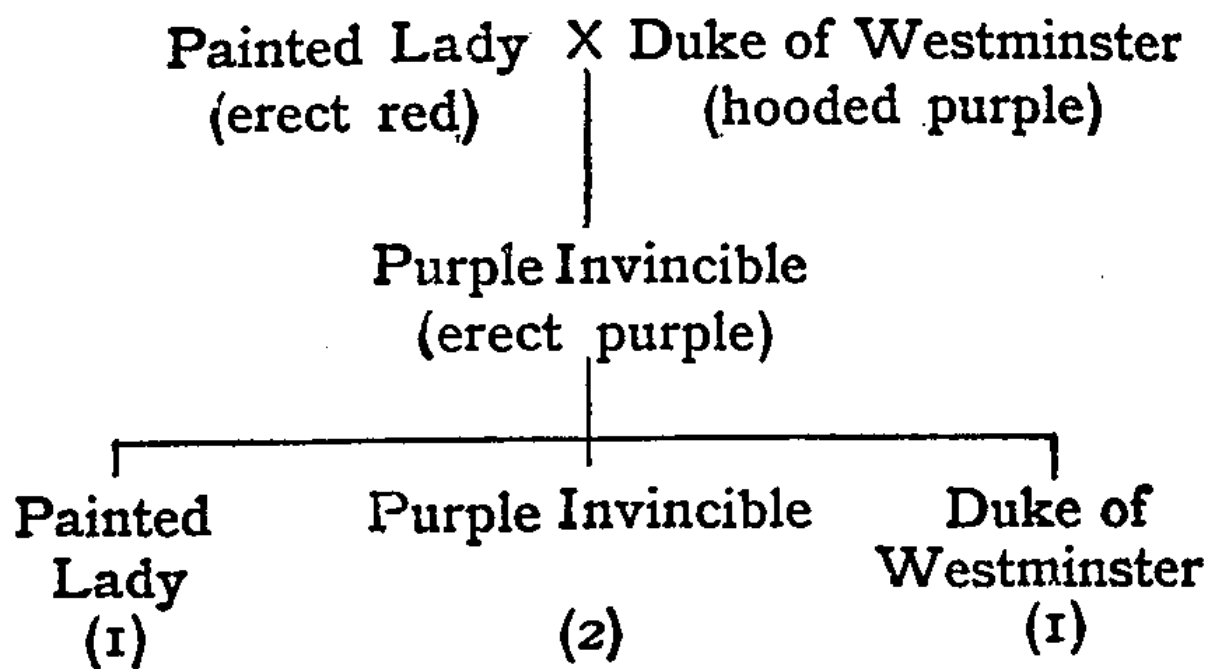
[back](#)



[back](#)



[back](#)



[back](#)



[back](#)



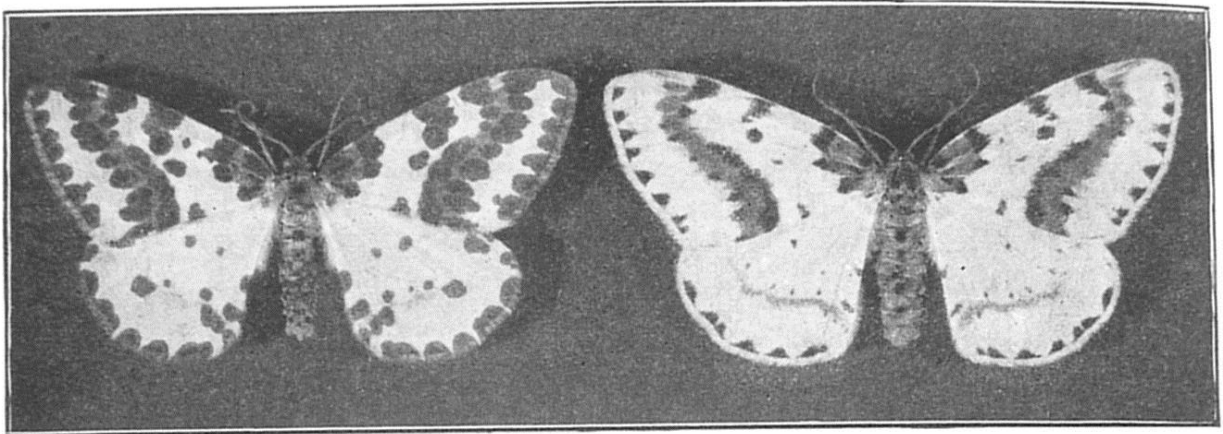
[back](#)



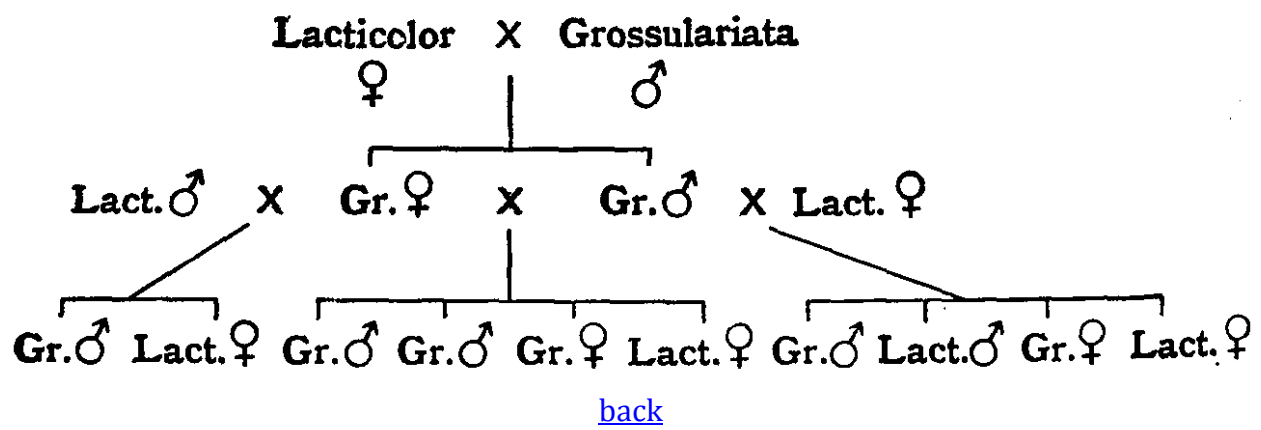
[back](#)

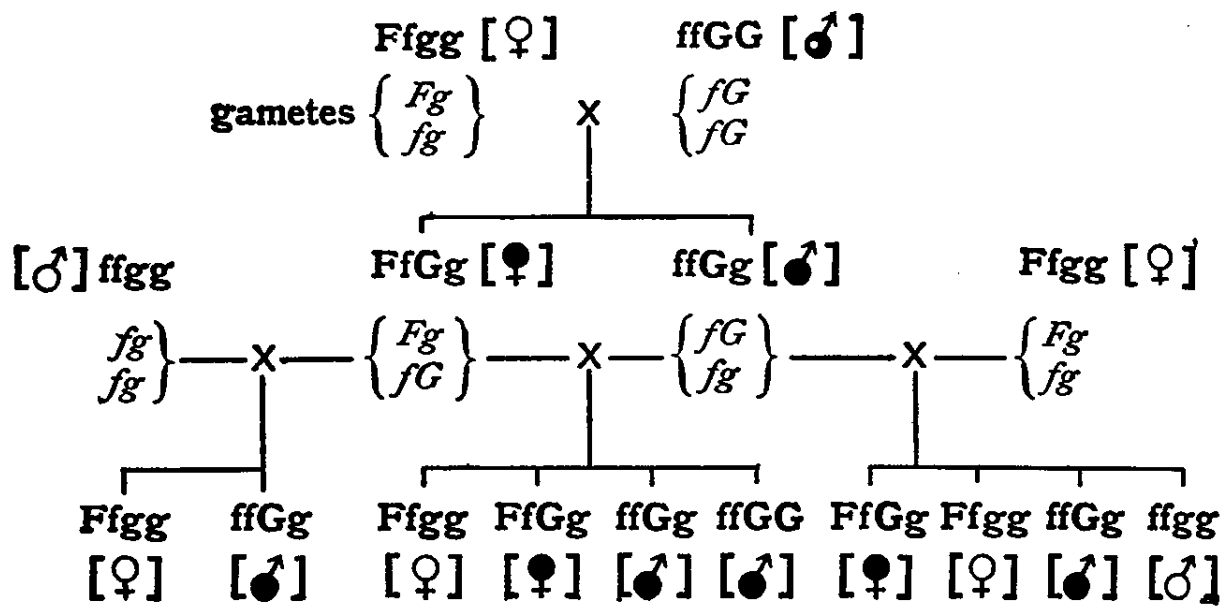


[back](#)

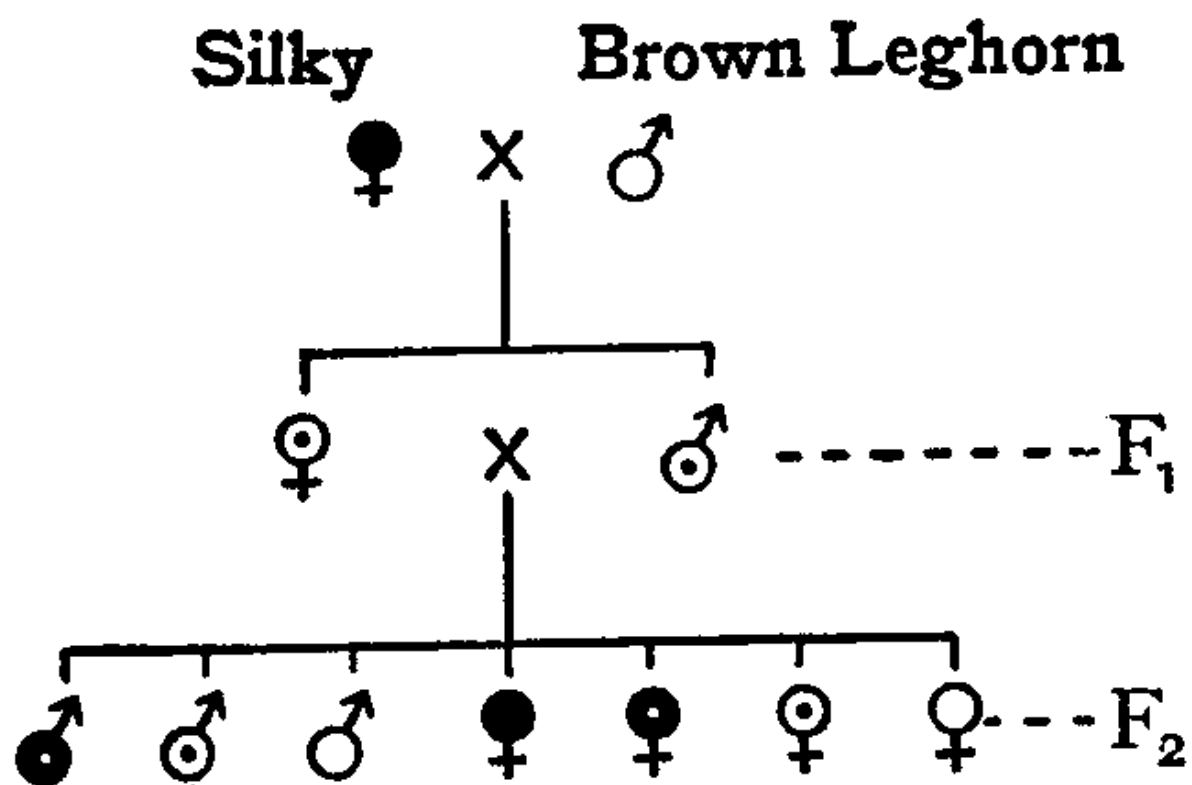


[back](#)

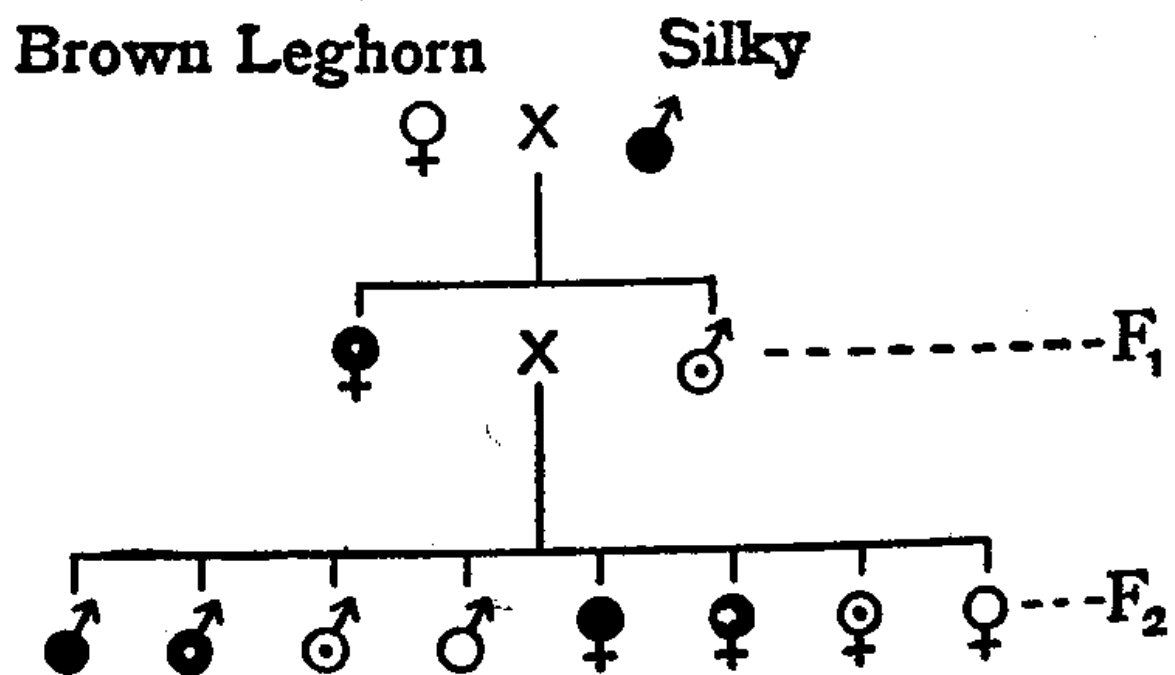




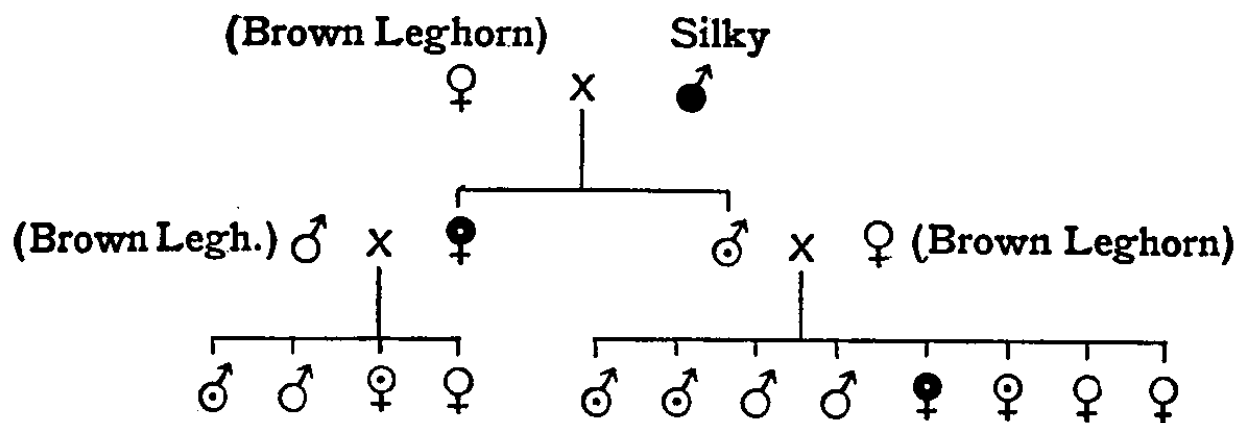
[back](#)



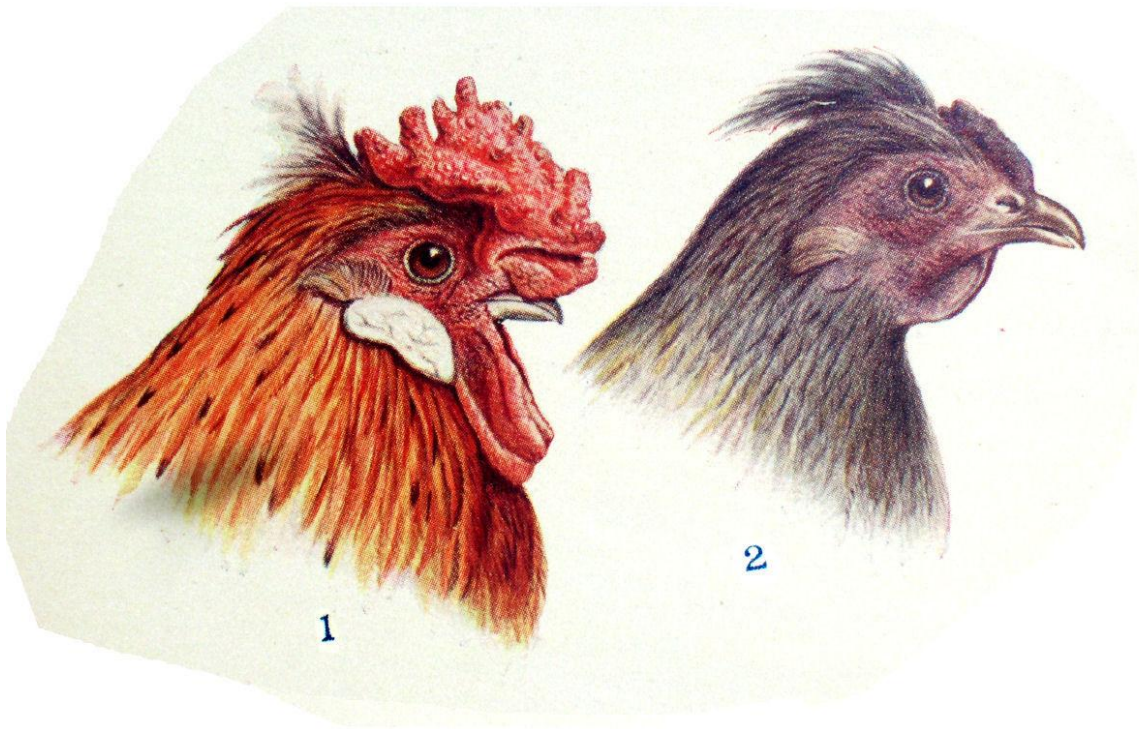
[back](#)



[back](#)



[back](#)



[back](#)

[♀] **FfPPii**
gives
gametes

FPi }
fPi }

ffppII [♂]
gives
gametes

{ **fpI**
{ **fpI**

x

FfPpIi
[♀]

ffPpIi
[♂]

[back](#)

[♀] FfppIi

**gives
gametes**

**Fpi }
fpI }**

ffPPii [♂]

**gives
gametes**

**{ fPi
fPi }**

X

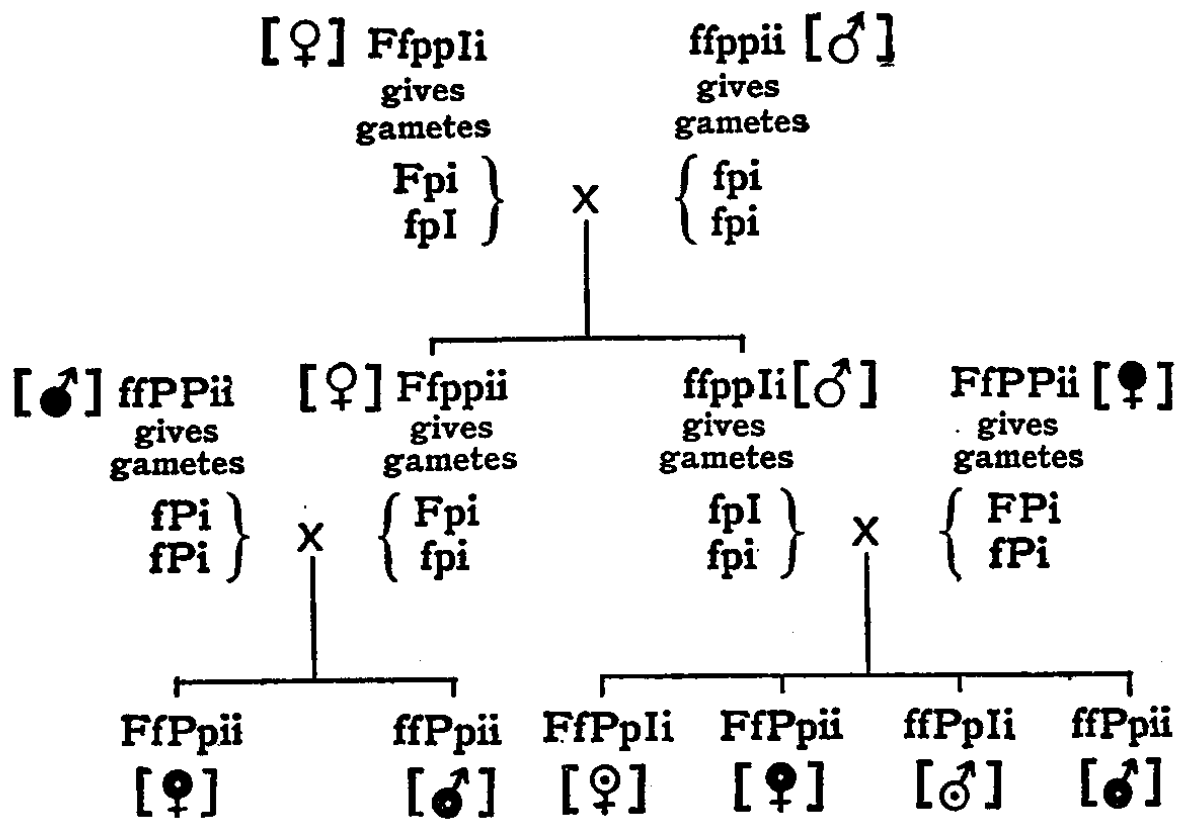
**FfPpIi
[♀]**

**ffPpIi
[♂]**

[back](#)

F_{pi} f_{PI} 	F_{pi} f_{Pi} 	F_{pi} fpI 	F_{pi} f_{pi} 
fpI f_{PI} 	fpI f_{Pi} 	fpI fpI 	fpI $f_{p\bar{i}}$ 

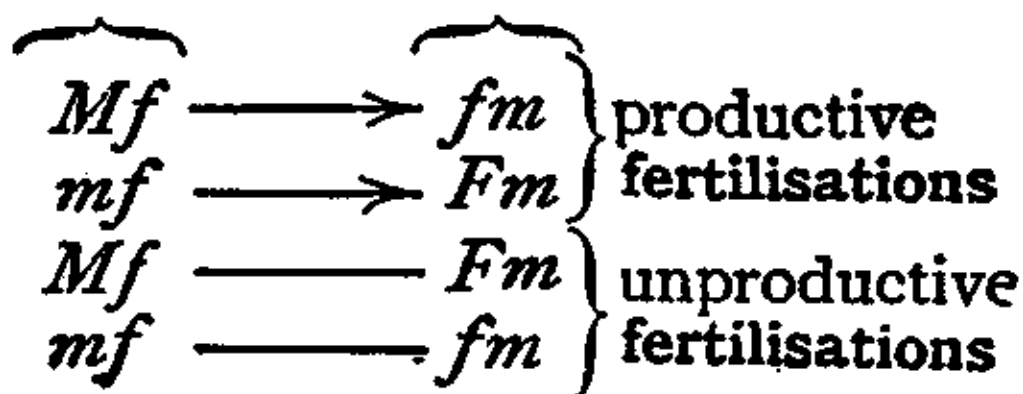
[back](#)



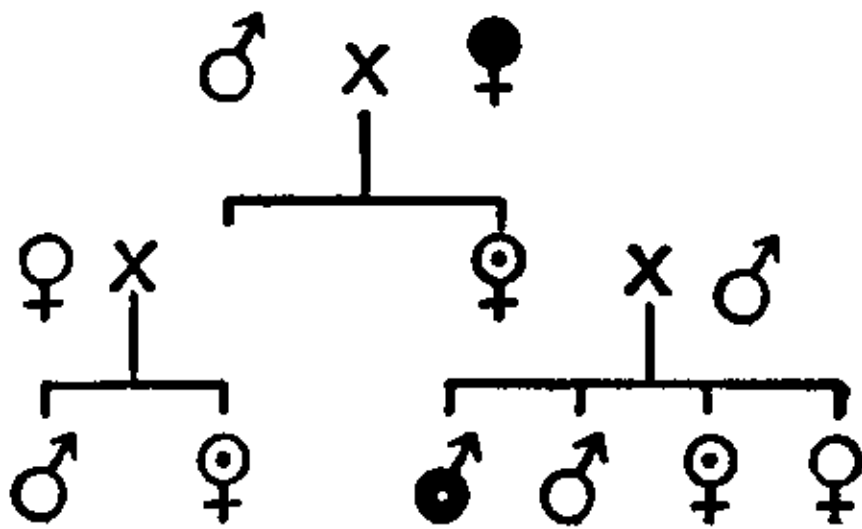
[back](#)

Mmff
gives
gametes

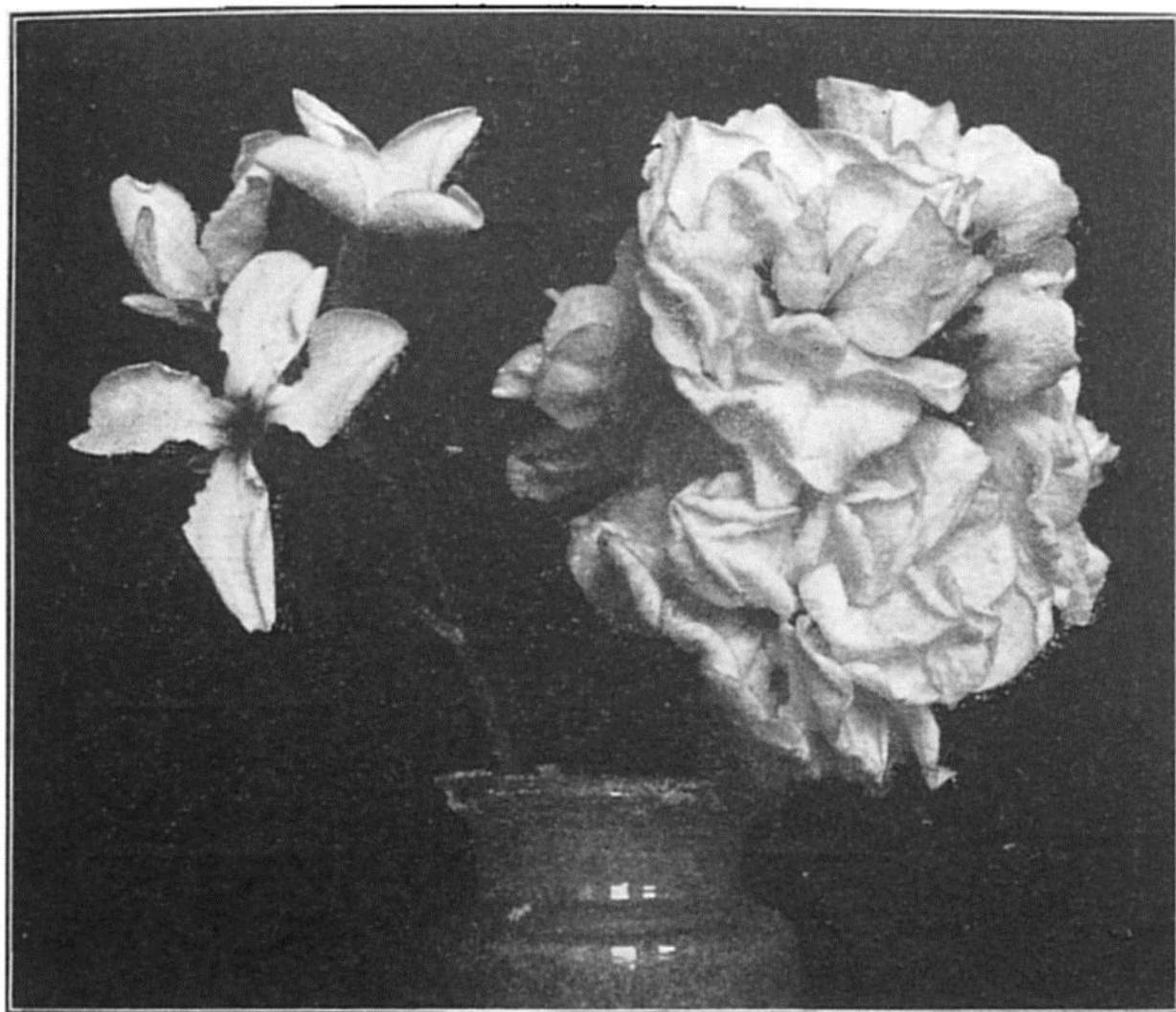
Ffmm
gives
gametes



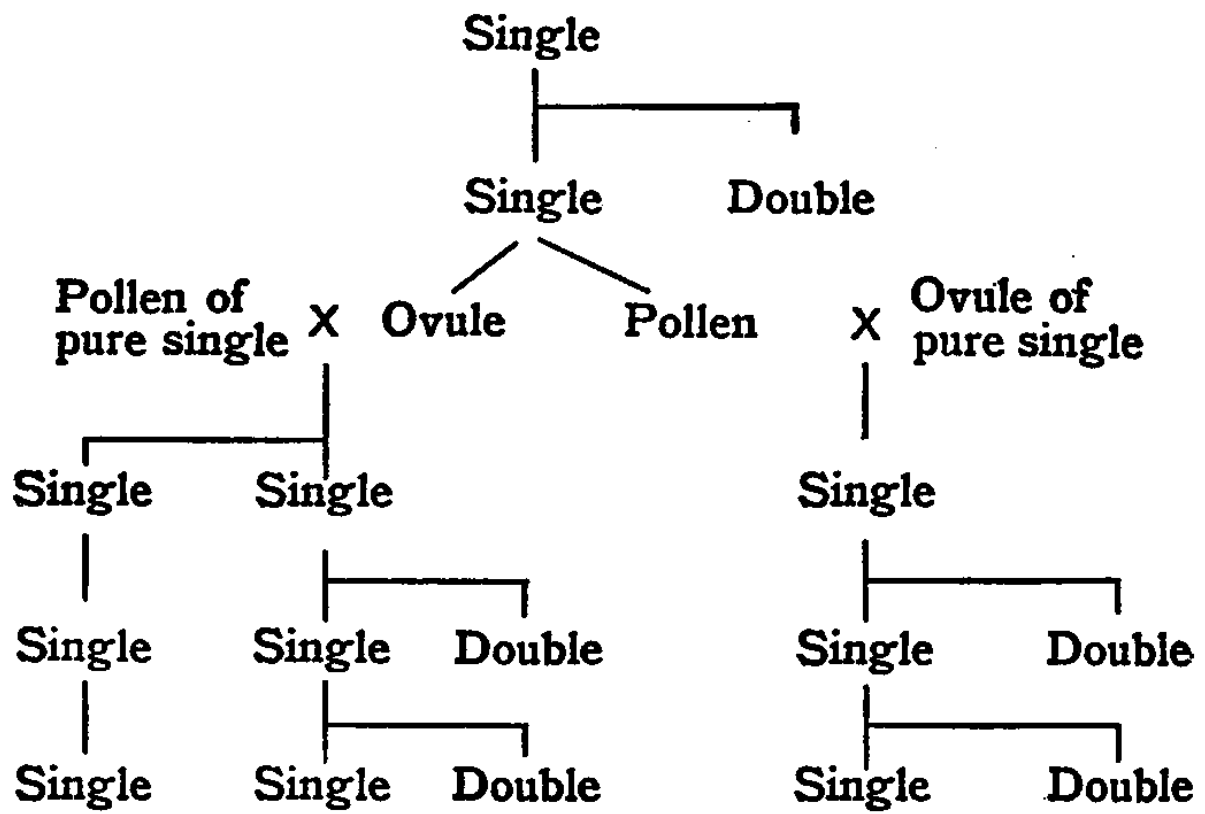
[back](#)



[back](#)



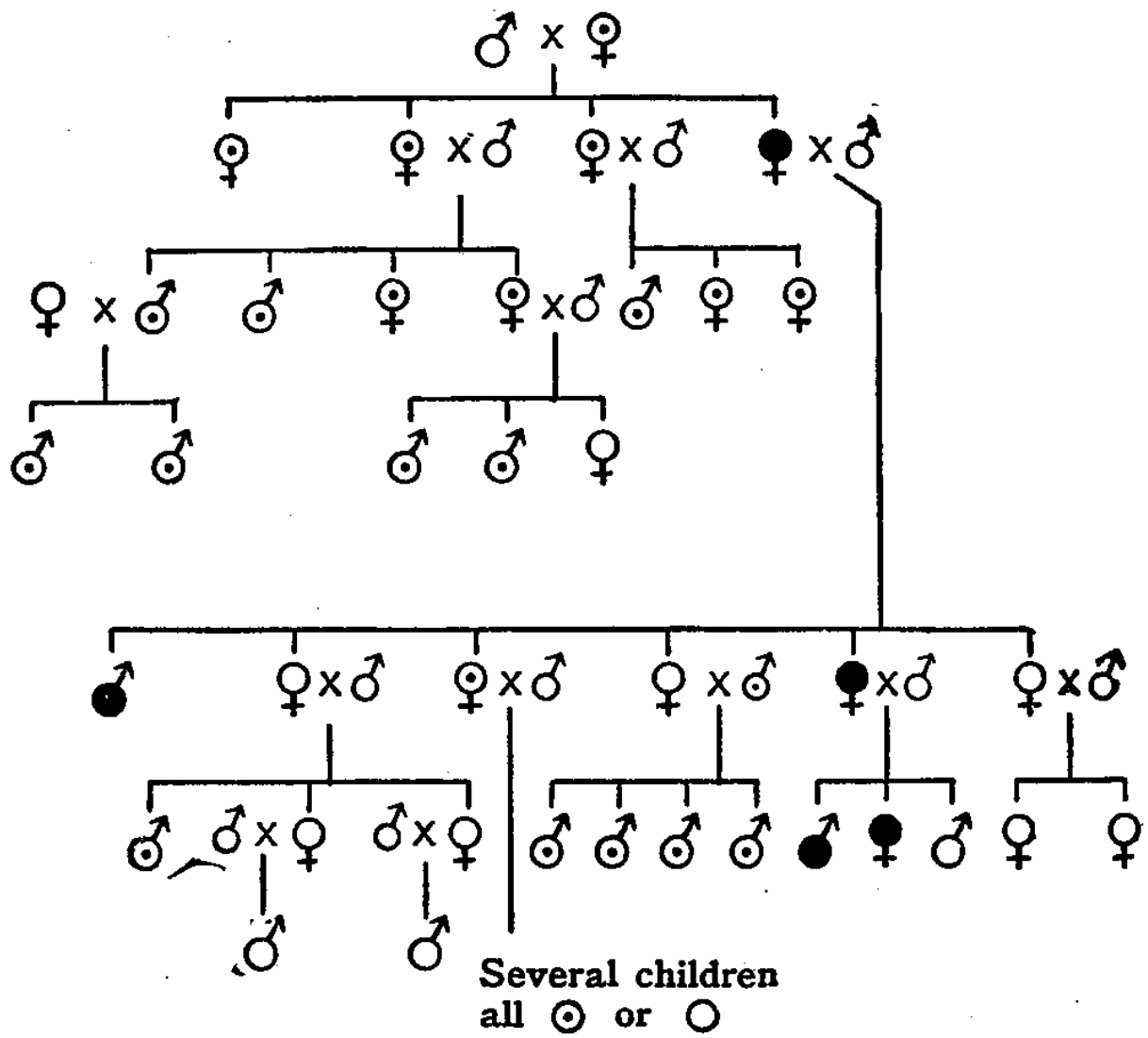
[back](#)



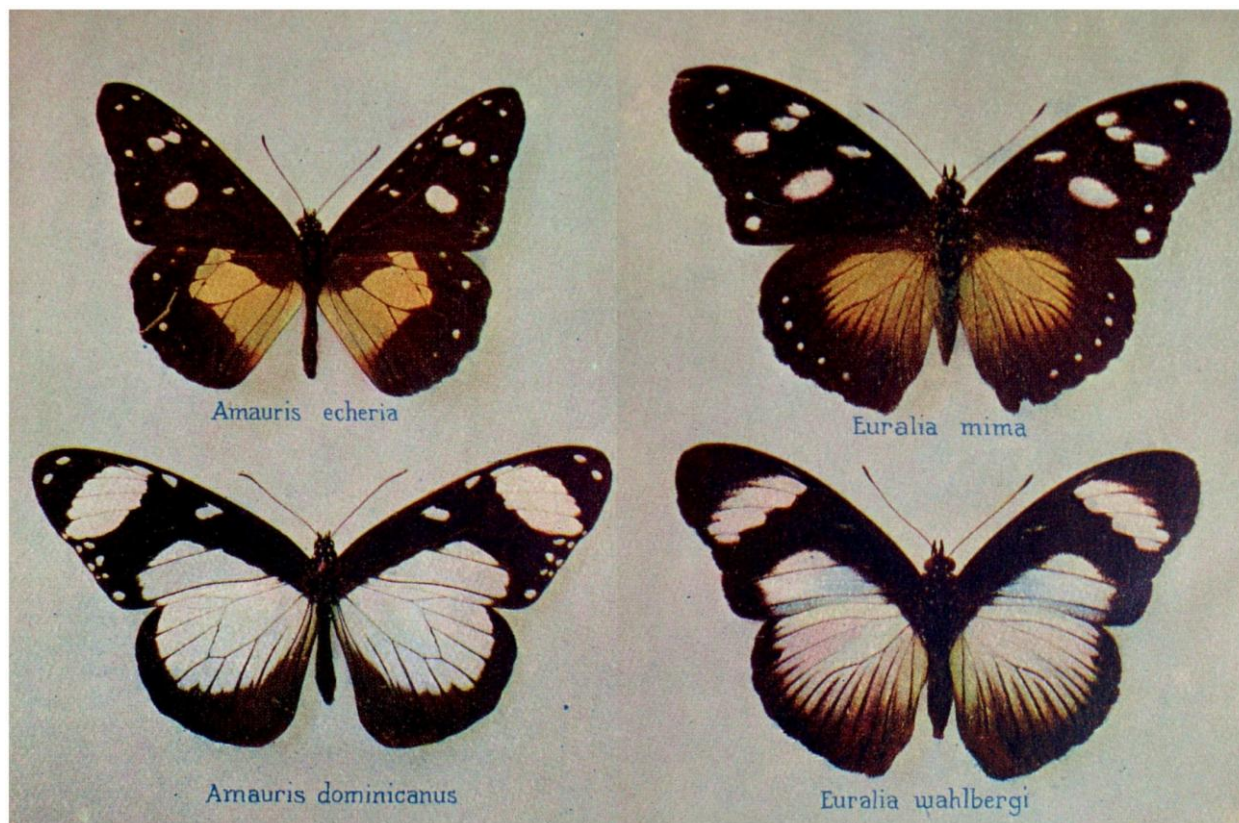
[back](#)

F<i>Pi</i> f<i>P</i>I 	F<i>Pi</i> f<i>Pi</i> 	F<i>Pi</i> f<i>p</i>I 	F<i>Pi</i> f<i>p</i>i 
F<i>p</i>i f<i>P</i>I 	F<i>p</i>i f<i>Pi</i> 	F<i>p</i>i f<i>p</i>I 	F<i>p</i>i f<i>p</i>i 
f<i>P</i>I f<i>P</i>I 	f<i>P</i>I f<i>Pi</i> 	f<i>P</i>I f<i>p</i>I 	f<i>P</i>I f<i>p</i>i 
f<i>p</i>I f<i>P</i>I 	f<i>p</i>I f<i>Pi</i> 	f<i>p</i>I f<i>p</i>I 	f<i>p</i>I f<i>p</i>i 

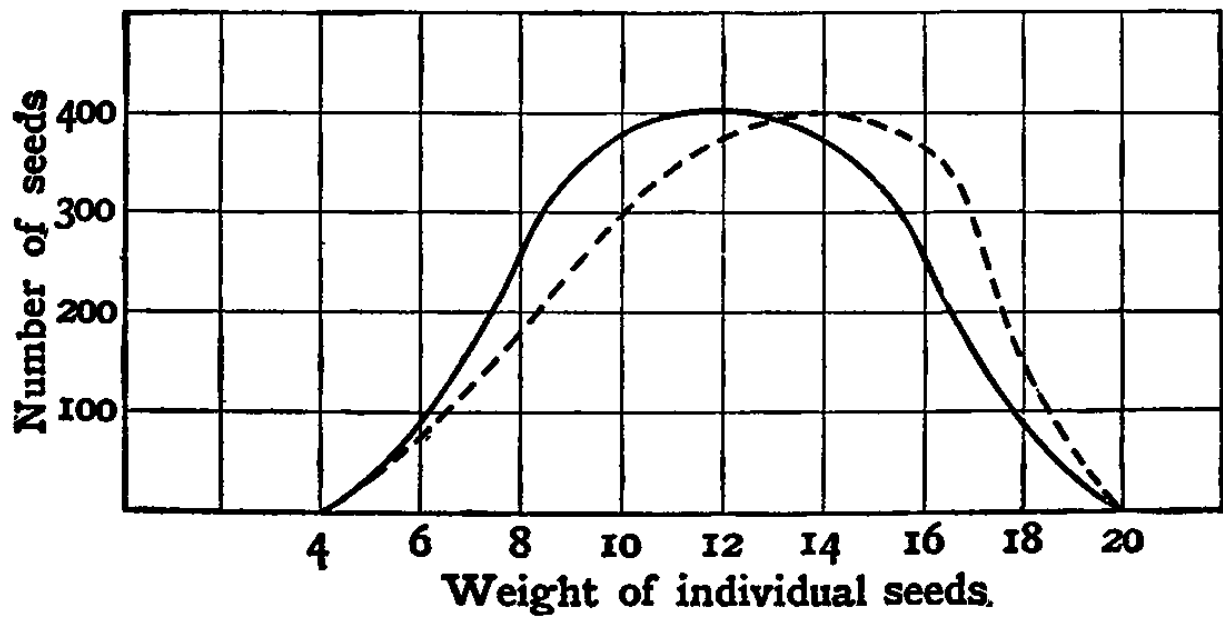
[back](#)



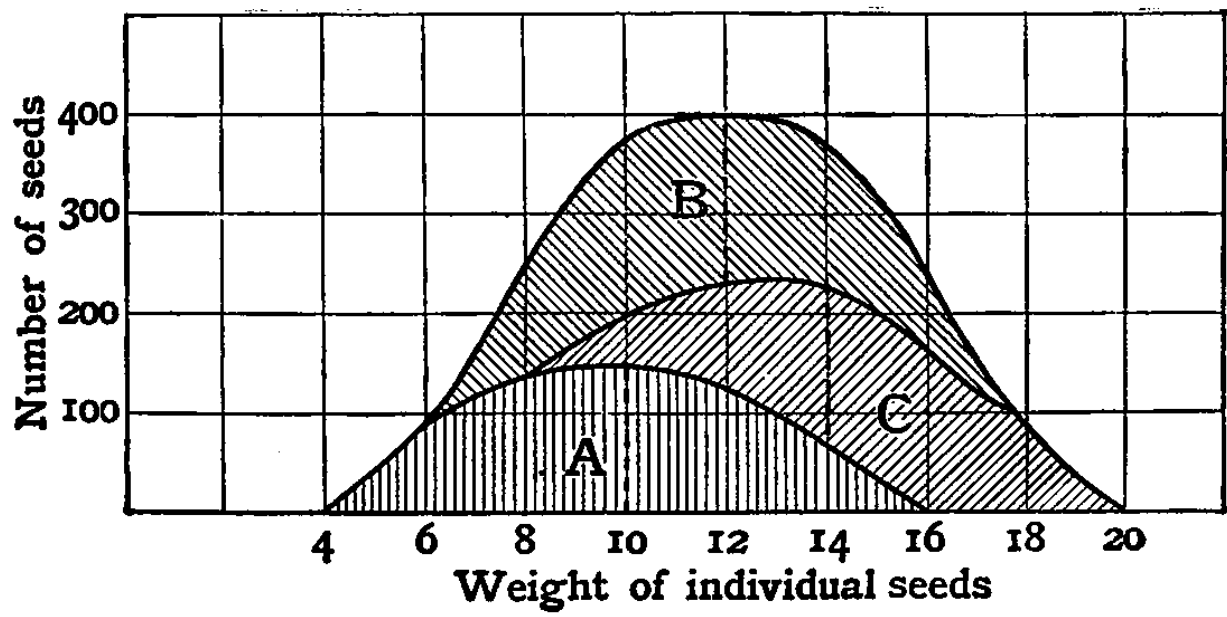
[back](#)



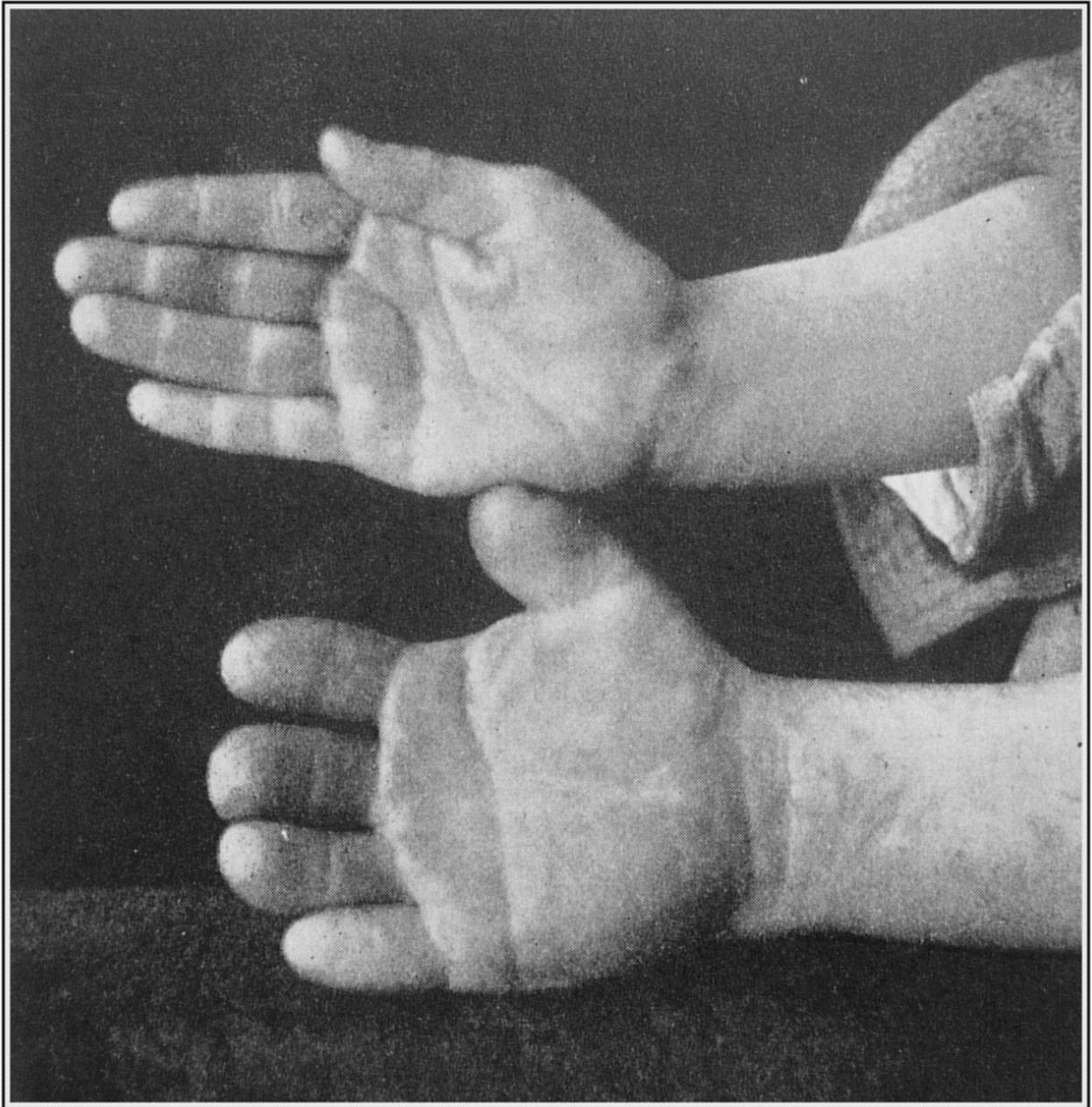
[back](#)



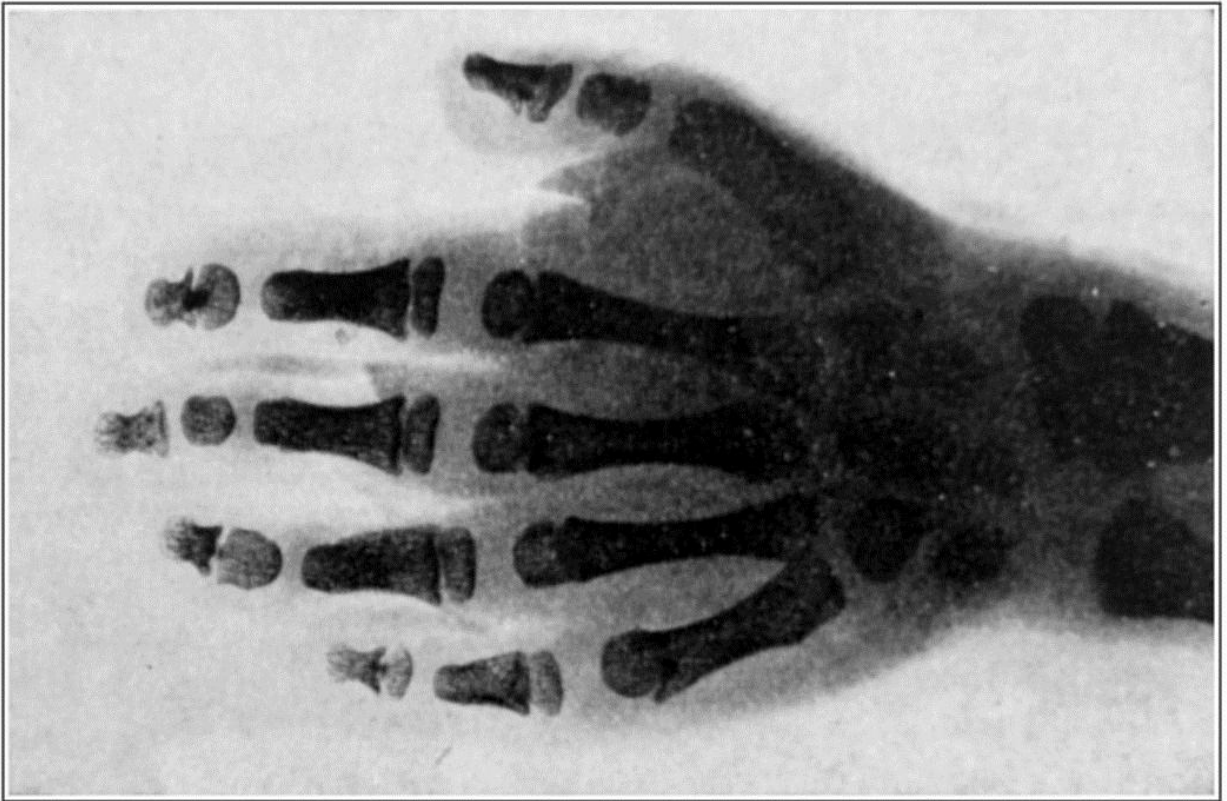
[back](#)



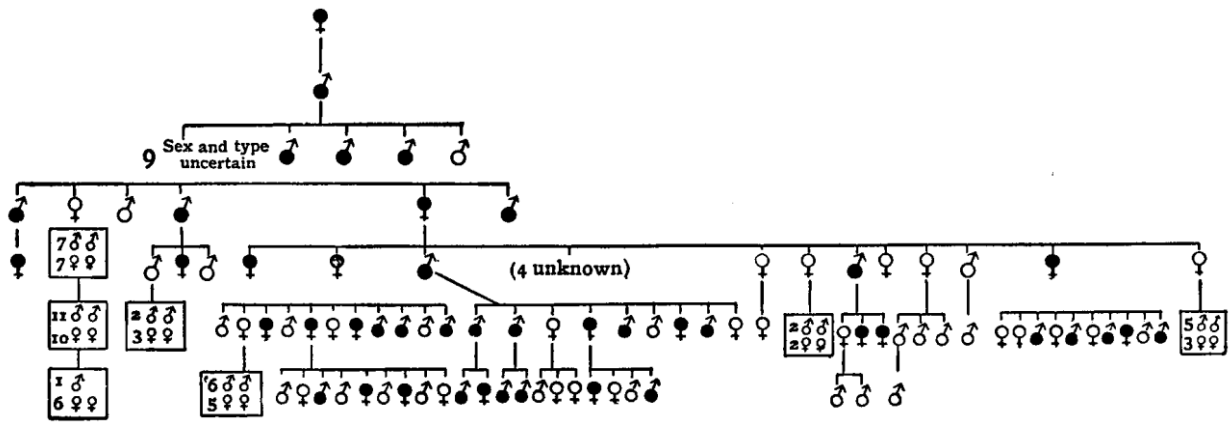
[back](#)



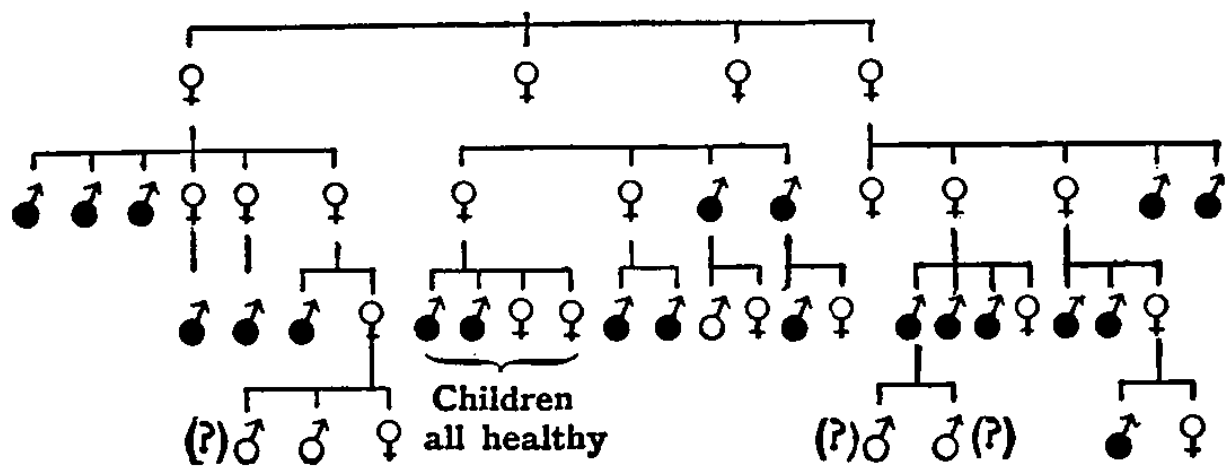
[back](#)



[back](#)



[back](#)



[back](#)